ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 92

5

МАЙ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2007

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Главный редактор
Р. В. КАМЕЛИН

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*), Т. В. Егорова (*зам. главного редактора*), Н. В. Малышева (*отв. секретарь*), О. М. Афонина, Ю. В. Гамалей, П. Л. Горчаковский, Ч. Джеффри (Лондон), С. Г. Жилин, В. С. Ипатов, М. Г. Пименов, И. Н. Сафронова, И. И. Шамров, Г. П. Яковлев

Editor-in-Chief
R. V. KAMELIN

EDITORIAL BOARD

A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*), T. V. Egorova (*Associate Editor*), N. V. Malysheva (*Secretary*), O. M. Afonina, Yu. V. Gamalej, P. L. Gorchakovsky, Ch. Jeffrey (London), S. G. Zhilin, V. S. Ipatov, M. G. Pimenov, I. N. Safronova, I. I. Shamrov, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

И. О. Байтулин (Алма-Ата), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург), Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток), З. В. Карамышева (С.-Петербург), Л. И. Малышев (Новосибирск), Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), К. М. Сытник (Киев), Х. Х. Трасс (Тарту)

EDITORIAL COUNCIL

I. O. Baytulin (Alma-Ata), L. Yu. Budantsev (St. Petersburg), E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok), Z. V. Karamysheva (St. Petersburg), L. I. Malyshev (Novosibirsk), G. Sh. Nakhutsrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik (Kiev), H. H. Trass (Tartu)

Ответственный редактор номера **Т. В. Егорова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко*. Технический редактор *О. В. Новикова*
Корректоры *О. М. Бобылева*, *М. Н. Сенина* и *Я. Л. Сухова*
Компьютерная верстка *О. В. Никитиной*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 92, № 4: 18.04.2007.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 23.04.2007. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 15.8. Уч.-изд. л. 19.7. Тираж 413 экз. Тип. зак. № 1176. С 76

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.naukaspb.spb.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

© Российская академия наук, 2007 г.
© Редколлегия «Ботанического журнала» (составитель), 2007 г.

УДК 92 (47 + 57) : 58

© Е. И. Курченко

К 300-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ КАРЛА ЛИННЕЯ

E. I. KURCHENKO. ON THE 300TH ANNIVERSARY OF CARL LINNAEUS

Московский педагогический государственный университет
129278 Москва, ул. Кибальчича, д. 6, к. 5, биолого-химический ф-т,
E-mail: kurchenko@inbox.ru
Поступила 24.11.2006

Приведены краткие биографические данные выдающегося шведского ученого К. Линнея. Дан анализ его важнейших ботанических работ; показан вклад Линнея в систематику растений и в реформирование естественных наук, раскрыт его педагогический талант, позволивший воспитать большую школу систематиков; представлены фотографии памятников Линнею.

Ключевые слова: Линней, 300-летняя годовщина со дня рождения, систематика растений.

Мировое научное сообщество 23 мая 2007 г. отметит знаменательную дату — 300-летие со дня рождения выдающего шведского ученого Карла Линнея, имя которого знаменует целую эпоху в биологии XVIII столетия, в огромном процессе изучения живого мира. Особенно велика его роль в ботанике. Имя Линнея живет в названиях около 10 000 видов растений и постоянно звучит, когда речь заходит об авторах таксонов. Именем Линнея лейденский ботаник Гроновиус назвал род *Linnaea*, и именно с *L. borealis* L. обычно изображают Линнея на портретах. Линнею и его трудам посвящена обширная литература. О жизни и трудах Линнея и его российских учениках с большой полнотой написал Е. Г. Бобров в 1957 г. — к 250-летней годовщине со дня его рождения, и в 1970 г. — уделив значительное внимание важнейшим ботаническим сочинениям Линнея. Анализ методологических и логических основ мышления Линнея представлен в работе А. А. Уранова (1979). Глубокий анализ вклада Линнея в систематику растений дал А. К. Скворцов (1967, 2002). В данном сообщении коротко остановимся на основных научных достижениях Линнея, имевших огромное значение в развитии систематики и номенклатуры растений.

Линней родился 23 мая 1707 г. в Росхульте — провинции Смоланд в южной Швеции. Предки Линнея были из духовенства. Фамилия Линнеус (Linnaeus) происходит от названия липы, которая росла в одном из сельских приходов, считалась священной и под сенью которой жила семья прадеда Линнея. Дети прадеда, выбрав духовную карьеру, присвоили себе фамилию Tiliander, по латинскому названию липы *Tilia*, а отец Линнея — Нильс Ингемарсон — лютеранский священник, выбрал себе имя Линнеус (Linnaeus) (липа по-шведски Lind) в честь того же родового дерева. Он был большим любителем цветоводства и развел при своем доме сад. Как вспоминал Линней, «этот сад вместе с молоком матери воспламенил мой ум неугасимой любовью к растениям» (цит. по: Станков, 1957). Позже Линней писал «...я с детства восхищающийся природой» (цит. по: Бобров, 1957).

Студенческие годы Линнея прошли в Лундском и Уппсальском университетах, где он изучал естественные науки и медицину. Еще тогда Линней пришел к выводу, что генеративные органы растения являются наиболее важными частями цветка, играющими основную роль в размножении. Это было большим новшеством для того времени, так как до начала XIX в. большинство ученых признавали пол только у животных. Свои взгляды Линней оформил в виде рукописи, а позднее половой принцип использовал для классификации растений.

В 1732 г. он совершил путешествие по Лапландии, откуда привез огромную коллекцию растений, животных и минералов. Это путешествие значительно расширило его кругозор натуралиста. Широта полевых наблюдений и глубина осмысления явлений ярко проявились в дневнике путешествий и в дальнейшем во «Flora Lapponica», которая в полном объеме была издана в 1737 г. и содержала описание 530 видов растений Лапландии. Эта работа так совершенна композиционно, что стала образцом для сочинений, которые называются «флорами».

В 1735 г. состоялась защита Линнея на степень доктора медицины, он переехал в Гартекамп (Голландия), где стал жить у очень богатого человека и любителя растений Клиффорта и заниматься его ботаническим садом, в котором было собрано множество растений в открытом грунте и в оранжереях, разбором коллекций засушенных растений и научной библиотекой.

Голландский период (1735—1738) оказался наиболее плодотворным в жизни Линнея и вошел в историю ботаники как период реформ. В 1735 г. вышло первое издание «Systema Naturae». В этом сочинении 28-летним Линнеем были конспективно сформулированы принципиальные установки общих вопросов систематики. Работа содержала 14 страниц большого формата, где в виде таблиц было показано расположение отделов 3 царств природы: минералов, растений и животных. Схема классов, порядков и родов растений и животных создавала основу научной классификации и послужила основанием для современной систематики растений и животных. Классифицирование в естествознании было важной задачей того времени, которую Линней блестяще решил. «Systema Naturae» получила наибольшее распространение из всех сочинений Линнея и выдержала 12 изданий.

В этой системе растительный мир он разделил на 24 класса. В основу классификации растений положил число, величину и расположение тычинок и пестиков цветка, а также признак одно-, дву- или многодомности растений, так как считал, что органы размножения — самые существенные и постоянные части растений. Несмотря на то что эта система была искусственной (автор использовал небольшой комплекс признаков и в ней не были отражены черты сходства и различия между отдельными видами, их возможные родственные отношения), она явилась величайшим открытием XVIII в., вехой в истории развития систематики и ботаники в целом. Система позволила решить неотложную проблему классификации огромного количества уже известных и вновь открываемых растений. Большой новизной того времени было то, что Линней в основу классификации выдвинул принцип половых различий в цветке.

Линней с самого начала понимал искусственность своей классификации, видел в этом слабость и стремился к «естественному методу», т. е. к естественной системе, о чем неоднократно говорил в своих трудах. По мнению Линнея, «естественный метод» для выяснения «природы растений» должен выявлять возможно больше разнообразных признаков, а искусственная классификация выполняет лишь роль распознавания видов. «Искусственная система служит только пока не найдена естественная, первая учит только распознавать растения, вторая научит нас самой природе растения» (цит. по: Уранов, 1979).

«Я установил значительное число естественных классов, — писал Линней, — таковы: зонтичные, мутовчатые, стручковые, бобовые, сложноцветные, злаки и т. п.

Искусственные классы следуют вместо естественных пока не будут установлены все классы естественные, пока не будут установлены все еще неясные роды и не будут ясны все труднейшие границы между классами. Естественные порядки означают природу растений, искусственные же — диагнозы» (цит. по: Станков, 1957).

О построении естественной системы в те годы не могло быть и речи, так как уровень анатомо-морфологических и географических знаний был еще недостаточен; мало сведений имелось о признаках отдельных видов и не было достаточно полного представления о родах и семействах, об ареалах видов. Искусственная система как способ описания новых видов и определения растений вполне удовлетворяла ботаников XVIII в. и нашла у них признание.

В этот же период Линней готовит к печати «Bibliotheca Botanica» (1736a), в которой содержится ботаническая библиография начиная с античных авторов, «Fundamenta Botanica» (1736b), «Critica Botanica» (1737b), «Genera plantarum» (1737c), «Classes plantarum» (1738) и заключительный труд «Philosophia botanica» (1751). В этих произведениях разрабатывались и углублялись установки, сформулированные в «Systema Naturae».

В «Fundamenta Botanica» Линней изложил принципы описательной ботаники. Впервые разработал научную терминологию и с поразительной точностью и лаконичностью дал около тысячи ботанических терминов с четким их объяснением. Дал объяснение понятиям «род» и «вид», приемы описания видов и номенклатуру. В дальнейшем эти вопросы разрабатывались в «Critica Botanica» и «Philosophia botanica». Эти сочинения взаимно связаны с очень важными трудами «Genera plantarum» и «Critica Botanica». В «Genera plantarum» детально описаны генеративные части растений и с удивительной отчетливостью охарактеризованы 994 рода. При выделении родов Линней основывался на генеративных органах — цветках и затем плодах. Характеристика каждого рода занимает 8—12 строк и составлена по единому плану. Это сочинение выдержало 9 изданий.

В «Critica Botanica» Линней «геркулесовским трудом расчистил Авгиевы конюшни номенклатуры» (цит. по: Бобров, 1957) и изменил более половины родовых названий. В этом сочинении Линней разработал правила номенклатуры и дал рекомендации, как следует составлять названия растений, указал на необходимость отличия видов от разновидностей. Номенклатурная реформа, изложенная в «Critica Botanica», по словам Е. Г. Боброва (1957), была так глубока, что многие правила, установленные там, почти без изменения вошли в современные ботанические номенклатурные кодексы.

В голландский период деятельности Линнея опубликовано еще одно важнейшее сочинение — «Classes plantarum» (1738), которое представляет вторую часть «Fundamenta Botanica». В этой книге перечислено 65 отрядов растений, выделенные как «фрагменты естественного метода». В ней изложены долиннеевские классификации растений в сопоставлении с его классификацией, составленной по половому признаку.

Вспоминая о 3 годах жизни в Голландии, Линней справедливо говорил, что за это время он «написал больше, открыл больше и сделал крупных реформ в ботанике больше, чем кто-нибудь другой до него за всю свою жизнь» (цит. по: Бобров, 1957). К концу его пребывания в Голландии его называли князем ботаники, главой ботаники — Princeps Botanicorum.

Следующие 3 года Линней провел в Стокгольме, где был известным врачом.

Осенью 1741 г. началась профессорская деятельность Линнея в Уппсальском университете и продолжалась там 35 лет. Он стал профессором медицины и ботаники и вел занятия по ботанике, минералогии, зоологии, фармации, химии и диететике. Лекции студентам Линней читал по-латыни, как и все профессора. Его лекторский талант, остроумие, глубина и основательность суждений, эмоциональность и чувство юмора привлекали большое число студентов. Лекции, полные энтузиазма и любви к природе, отличавшиеся необыкновенной новизной материала и богатым иллюстративным материалом, часто привезенным из далеких стран, пользовались в университете наибольшим успехом и каждый раз собирали до 250 студентов. Весной и осенью устраивались загородные учебные экскурсии, которым Линней придавал большое значение, считая их важнейшими для непосредственного знания растений. Студенты, интересовавшиеся наукой, пользовались особым вниманием Линнея, и он направлял их исследовательскую деятельность. Ученики Линнея часто отправлялись в далекие страны по его рекомендациям и привозили ему растения для определения.

Линней создал огромную школу систематиков. Число учеников его было так велико, что за 33 года (1743—1776) было защищено 89 диссертаций, из них 2 диссертации принадлежали московским и 3 петербургским ботаникам. С 1742 г. Линней начал заниматься восстановлением университетского сада. Важнейшей задачей сада было расширение коллекции экзотических растений. В результате упорного труда в течение 6 лет в нем было собрано 500 видов отечественной флоры и 1100 экзотических растений. По тому времени это была богатая коллекция, если принять во внимание северное положение Уппсалы и довольно суровые климатические условия. Сад стал одним из лучших в мире.

Научная продуктивность Линнея оставалась удивительной. В 1745 г. вышла «Flora Svecica», в 1751 г. — «Philosophia Botanica» и в 1753 г. — важнейшее сочинение «Species plantarum». Кроме этих значительных трудов, вышел ряд книг по фауне, фармакогнозии, цейлонской флоре, Уппсальскому саду и др. Во «Флоре Швеции» дана характеристика 1140 видам, впервые по той схеме, по которой в основном в настоящее время выполняются работы по региональным флорам.

«Philosophia Botanica» — одно из наиболее выдающихся сочинений Линнея, пользовавшееся наибольшей известностью во второй половине XVIII в., так как служило учебным пособием. Это единственное произведение Линнея, которое полностью переведено на русский язык (Линней, 1989). Сочинение является дальнейшим развитием «Fundamenta Botanica», в нем раскрыты все основы ботаники, в частности морфология с четко разработанной терминологией, учение о виде, принципы классификации и изложение описательного метода. Текст изложен в виде афоризмов. Например, <155. Система разделяется на 5 подчиненных одна другой категорий: классы, отряды, роды, виды, разновидности. <156. Ариаднина нить ботаники — система, без которой в ботанике хаос. <159. Родов мы насчитываем столько, сколько плодоношений сходного строения образуют разные естественные виды. <162. Вид (species) и род (genus) — всегда творение природы... Считаем, что это сочинение Линнея представляет огромный интерес, и в настоящее время с ним следовало бы познакомиться каждому начинающему систематику.

На накопление материала в ботанике большое влияние оказали великие географические открытия. Участники путешествий XV—XVI вв. привозили много неизвестных европейцам растений. Фактический материал с течением времени увеличивался, и разработка классификации была крайне необходимой. Были неоднократные попытки создания ботанической номенклатуры, в том числе в начале XVII в. К. Баугином, который положил основание бинарной номенклатуре, и в конце века — А. Ривинусом.[1] Однако отсутствие ясности в понимании вида и разновидности у растений, неопределенность описательных терминов и отсутствие научной терминологии, отсутствие общепринятых названий, многословие в названиях рода и до 20 слов в названиях подчиненных роду единиц — все это вносило много путаницы. По этим описаниям часто невозможно было представить растение. И только благодаря Линнею, продолжателю идей Рэя по проблеме вида, вопрос с названиями растений приобрел полную ясность.

---

[1] В «Философии ботаники» Линней посвятил целый раздел вкладу 27 крупнейших систематиков, которые создавали свои системы.

В 1753 г. вышло из печати важнейшее из ботанических работ Линнея — «Species plantarum», которое Линней считал самым лучшим из своих сочинений. Оно выдержало 5 изданий. Этот труд явился основой современной номенклатуры растений. Долгое время названия растений — полиномиалы — характеризовались многими определениями, отражающими их основные признаки. В понимании видов в ботанике царил хаос.

В труде Линнея «Species plantarum» впервые виды растений были отграничены от разновидностей и форм и была проведена критическая ревизия всех известных к первой половине XVIII в. растений. С поразительной четкостью для того времени охарактеризованы около 7 тысяч видов, которые Линней расположил в соответствии с разработанной им половой системой. Название вида в этой работе состояло из названия рода и ряда описательных слов, т. е. оставалось полиномиалом (или диагностическим названием — фразой). При описании нового вида, т. е. при обнаружении новых морфологических признаков, должны были изменяться видовые названия — полиномиалы. «Кто открывает новый вид, тот добавляет не только отличия близкого вида, но и исправляет различия и других видов этого рода так, чтобы виды могли быть различены впоследствии» (цит. по: Уранов, 1979). Таким образом, видовые названия не были постоянными. И вот Линней ввел в «Species plantarum» важное новшество — краткие простые названия (или, как их называли «клички»), чаще всего прилагательные, которые были напечатаны на полях курсивом напротив полиномиалов. Именно эти простые названия («nomina trivialia») взамен громоздких видовых названий полиномиалов («nomen specificum») оказались в практическом применении более удобными. Вскоре Линней стал их использовать, подписывая простые названия на обложках гербарных образцов. И только через 50 лет после выхода в свет «Species plantarum» простые названия — клички — постепенно заменили полиномиалы и стали основой современной бинарной номенклатуры, а полиномиалы стали рассматриваться как диагнозы видов. Для анализа и обоснования значимости таксона Линней использовал описания и изображения растений в сочинениях других авторов, собственные публикации, гербарные сборы свои и присланные другими ботаниками.

«Species plantarum», по выражению Е. Г. Боброва (1957), «является вершиной научного подвига Линнея, достигнутой им в результате более чем 20-летней работы». Наибольшее значение этой работы состоит в том, что впервые виды получили определенность и были отделены от разновидностей. В результате общее число видов сократилось вдвое, хотя некоторые разновидности были возведены в ранг видов.

Во второй период профессорской деятельности с 1753 г. Линней много времени уделял изучению английских королевских коллекций по натуральной истории, коллекций высокопоставленных лиц, работал над дополнениями «Systema Naturae», «Species plantarum», «Genera plantarum», занимался наблюдениями над движениями растений, вопросами пола у растений, готовил к печати «Виды болезней». Его преподавательская деятельность в это время была особенно популярна. В письме своим родным он как бы подводит итог своей жизни: «Я стал профессором, королевским врачом, кавалером и дворянином. Я был удостоен увидеть больше из чудесных созданий Творца, в чем я видел величайшую радость, чем кто-нибудь из смертных, живших до меня. Я послал моих учеников во все четыре части Света. Я написал больше, чем кто-нибудь другой из ныне живущих; 72 моих собственных книги находятся на моем столе. Имя мое стало известным и достигло даже до самых Индий, и я получил признание как крупнейший в моей науке. Я стал членом почти всех научных обществ в Уппсале, Стокгольме, Петербурге, Берлине, Вене, Лондоне, Монпелье, Тулузе, Флоренции и недавно в Париже, где был назван в ряду восьми наиболее знаменитых людей мира...» (цит. по: Бобров, 1957). В 1762 г. Шведский сейм дал Линнею дворянство и право писать фамилию — von Linné (Бобров, 1970).

Скончался Линней 10 января 1778 г. на 71-м году жизни. Прах Линнея похоронен в Уппсальском кафедральном соборе. По распоряжению шведского короля в память о Линнее выбиты медали в двух экземплярах. На лицевой стороне медали — изображение Линнея, а на обратной — изображение Кибелы — матери богов у древних греков и римлян, окруженной животными и растениями. Одна медаль хранится в Музее Уппсальского университета, другая — в собрании медалей в Стокгольме. В университетском саду в Уппсале Линнею был воздвигнут памятник в виде храма с его статуей, на монументе написано: «Карлу Линнею, главе ботаников — друзья и ученые». Мраморный рельефный монумент Линнея находится в Национальном музее в Стокгольме.

Богатейшая библиотека в 2500 томов, крупнейший гербарий Линнея (19 000 листов), архив, а также коллекции насекомых, минералов и др. были куплены отцом молодого, впоследствии очень крупного ботаника, англичанина Д. Е. Смита, и в 1784 г. доставлены в Лондон, в Ботанический сад Челси (ныне Кью). В 1788 г. было учреждено Лондонское Линнеевское общество, президентом которого 40 лет был Д. Е. Смит. Деятельность общества имеет огромное научное значение. Оно издало сотни томов Proceeding, Transactions, Journal и продолжает их издавать в настоящее время, а также бережно хранит гербарий, библиотеку и архив — величайшие реликвии великого ученого XVIII в. Имя Линнея носят еще 10 научных обществ Европы, Америки и Австралии, ботанические сады. Имя Линнея носит сем. *Linnaeaceae* Backlund (Backlund, Pyck, 1998), образованное от родового названия *Linnaea* Gronov. ex L. Это семейство содержит еще 4 рода: *Abelia*, *Labelia*, *Dipelta* и *Kolkwitzia*.

Линней сам пытался оценить заслуги своей деятельности как ученого и справедливо отмечал: «Он построил ботанику от основания на месте, ранее бывшем в развалинах, так что можно считать, что с его времени эта наука получила совсем другой облик и начала новую эпоху» (цит. по: Бобров, 1957).

Представление о колоссальном вкладе Линнея в ботанику дает краткое перечисление его основных заслуг.

* Создал фундамент классифицирования в естествознании — важной задачи XVIII в.

* Разработал ясную терминологию и ввел в систематику около 1000 морфологических признаков.

* По половым признакам разработал систему как основу для классификации.

* Установил соподчинение систематических категорий: класс, отряд (порядок), род, вид, разновидность.

* Ввел в употребление биномиальную номенклатуру, согласно которой вид стал обозначаться одним родовым названием и несколькими описательными словами.

* Предложил простые видовые названия («клички»), которые в дальнейшем стали основой современной бинарной номенклатуры.

* Латинские бинарные названия растений и животных стали международной системой названий и используются по настоящее время.

* Уточнил понятие «вид», отграничив виды растений от разновидностей четкими отличиями. Многие описанные до него разновидности перевел в виды.

* Описал около 1200 родов по признакам генеративных органов и плодов.

* Из описанных ранее видов, разновидностей и форм выделил и описал 1500 новых видов.

* Книгой «Flora Lapponica» обосновал на столетия способ написания сочинений, которые называются «флорами».

* Кроме того, определил многие экзотические виды, в том числе южноафриканские, индийские, южноамериканские, китайские и др. Создал большие коллекции растений в ботанических садах Хартекампа и Уппсалы. Воспитал большую научную школу систематиков.

* Интересы Линнея-натуралиста были исключительно разнообразны. В Стокгольме он был чрезвычайно популярен как практикующий врач, составил классификации болезней по их симптомам и лекарственных средств растительного происхождения.

* Изучал насекомых и создал их классификацию, описав большинство родов и около 2 тысяч видов.

* Разработал терминологию, номенклатуру и классификацию животных. Упомянем лишь разделение животного мира на 6 классов (млекопитающие, птицы, амфибии, рыбы, черви и насекомые). Человека он впервые включил в систему животного царства и отнес к классу (семейству) млекопитающих, отряду приматов.

* Занимался прикладной минералогией и создал классификацию минералов и кристаллов, интересовался палеонтологией и положил начало изучению ископаемых ракообразных, но главным увлечением его жизни была ботаника.

Данное перечисление заслуг Линнея хотя и отражает огромный вклад в ботанику, но не вскрывает подлинную глубину и фундаментальность линнеевского наследия. Глубокий анализ трудов Линнея и оценку его вклада в изучение многообразия живых существ с позиций рубежа XX—XXI столетий дает А. К. Скворцов (2002), обращаясь к подлинным сочинениям Линнея. С именем Линнея, как отмечает А. К., связано становление систематики как науки, под которой в настоящее время понимается разработка и представление системы. Он был первым, кто ввел в естественные науки принцип системности и само понятие «система». Линней развил идею архаичности системы таксонов в отличие от других способов классификаций: перечней, каталогов и др. Он предложил 5 иерархических ярусов: разновидности, виды, роды, порядки, классы. Каждое растение получает в системе определенное место, а вся система образует некоторое организованное целое. Систему Линней называет «ариадниной нитью» в ботанике, без нее неизбежен хаос. Линнеевский термин «affinitas» (соседство, близость, сходство, связь, родство) в полной мере сохранился в употреблении до наших дней, и различение системы естественной и искусственной осталось прежним: смысл первой — отображение с помощью иерархии таксонов наших представлений о родстве групп, смысл второй — классификационный. Линней дал два важных толчка развитию систематики: 1) внесением принципов системности и иерархии таксонов; 2) предложением бинарной номенклатуры. Линнеевская систематика оказалась более подготовленной к восприятию эволюционной теории, нежели другие биологические дисциплины.

Е. Г. Бобров (1957) обращает внимание на то, что при разработке описательного метода, разделении категорий и их классификации Линней руководствовался аристотелевской логикой. В логике наиболее ясное и краткое определение понятий достигается указанием ближайшего к определяемому понятию рода и видового отличия. В логике эти понятия так и называются: genus, species, differentia specifica, nomen specificum... И эта логическая формула положена Линнеем в основу различения растений. Таким образом, Линнеем из аристотелевской логики заимствованы и логические категории, и термины, и описательные приемы и фразеология.

Исходя из сказанного можно заключить, что вид есть не природное явление, а категория формально-логическая, однако Линней неоднократно указывал, что «все роды и виды естественны». И вот в течение более 250 лет разработанные Линнеем категории прошли апробацию временем, подтвердив естественность номенклатурных категорий. По-видимому, особенности восприятия живой природы и мышления человека были точно поняты Аристотелем, и они-то и легли в основу законов логики и стали гармонично сочетаться с пониманием человеком определенной общности организмов, объективно существующей в природе.

Линней — Гений, Колосс естествознания, одаренный природой необыкновенной трудоспособностью, даром тонкой наблюдательности, чрезвычайной памятью, знанием растений и литературы, талантом классификатора, логическим мышлением, способностью к анализу и обобщению огромного материала. Философские убеждения, логика мышления, имеющиеся противоречия в некоторых представлениях, за которые его неоднократно критиковали, отражают как процесс становления этих понятий у самого Линнея, так и уровень знаний XVIII в. и имеют, на наш взгляд, историческое значение, важное при выяснении путей развития конкретных представлений, и не снижают огромный вклад Линнея в систематику растений. Здесь коротко коснемся лишь его известного противоречия в понимании постоянства и изменчивости видов.

С одной стороны, известно его утверждение о постоянстве видов: «Видов в природе столько, сколько различных форм произвел в начале мира Всемогущий». С другой стороны, путем наблюдений в природе он видел изменяемость видов и более того возможность их исторического развития. Например, «*Beta vulgaris* может быть произошла в чужих странах от *B. maritima*» (цит. по: Станков, 1957). В последние годы жизни он придавал большое значение гибридизации как источнику возникновения новых форм.

Если бы Линней не представлял себе виды растений долгое время устойчивыми (в отличие от существовавших в то время представлений о постоянной трансформации видов), он не смог бы создать свою классификацию. С точки зрения С. В. Юзепчука (1957), «Линней сыграл в истории учения о виде громадную положительную роль... именно утверждением учения о постоянстве видов...», и ссылка на роль Всемогущего использована в качестве сильного аргумента для своих современников, подкрепляющего линнеевское представление об объективности и длительной устойчивости вида.

Линней, по свидетельству современников, был глубоко верующим человеком и в то же время оставался истинным натуралистом, о чем можно судить по его высказыванию. «Когда я впервые стал заниматься изучением природы и увидел ее противоречие с тем, что можно было бы считать замыслом Творца, я отбросил прочь предубеждения, стал скептиком и во всем сомневался, и тогда впервые открылись мои глаза, и тогда впервые я увидел истину» (цит. по: Бобров, 1957). Эти слова еще раз подтверждают эмпирический подход Линнея к анализу природного материала и построению его системы. В сознании Линнея уживалось противоречие этих представлений и догматов церкви.

Следует отметить огромный труд Линнея в создании коллекций растений в ботанических садах и их описаний. С Линнея началось и до сих продолжается состав-

Рис. 1. Памятник К. Линнею в Чикагском ботаническом саду.

Фото К. Г. Шеманаева.

ление научных каталогов интродуцированных растений. Ботанические сады играли важную роль в описании новых видов. Гербарное дело в те времена было развито слабо, да и с бумагой были большие трудности. В связи с этим путешественники основное внимание уделяли сбору семян и изображению растений. Семена, полученные от своих учеников или других ботаников, Линней высевал в ботанических садах и затем описывал новые виды из других стран, там же он проводил занятия со студентами.

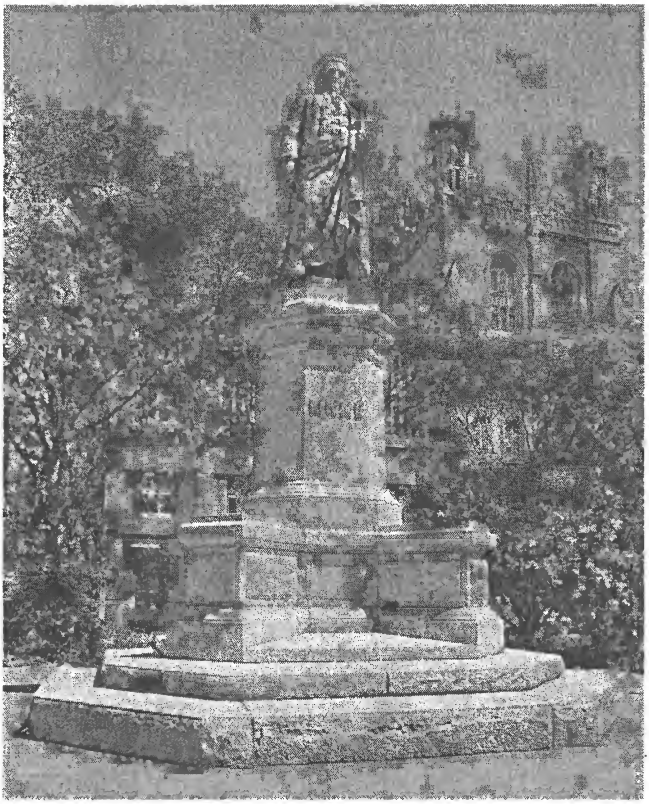


Рис. 2. Памятник К. Линнею перед зданием Чикагского университета.

Фото К. Г. Шеманаева.

В настоящее время существенно изменились мышление и представление о классификации растительного мира, о понимании видов и их названий, об используемых признаках. Однако современный молодой систематик должен с благодарностью помнить, что разработка иерархии таксонов, использование полового признака в таксономии, представление о виде как основной единице систематики, его бинарное название, способ описания новых видов, морфологическая терминология, принцип отбора признаков при составлении определительных ключей, обязательное цитирование авторов у родов и видов, приведение их синонимики, методики составления региональных флор и даже написание курсивом латинских названий — впервые разработаны К. Линнеем 250 лет назад, дав импульс дальнейшему развитию систематики и флористики. У Линнея находим зарождение подходов к хемосистематике (Скворцов, 2002), генеалогическому построению системы (Уранов, 1979), разносторонней биологической характеристике видов растений, впервые включающей местообитания и хозяйственное использование.

Во всем цивилизованном мире чтят память выдающегося ученого-натуралиста и его имя увековечено в названиях научных обществ, ботанических садов, в памятниках и др. В Чикаго (США) имеется два памятника Линнею. Один установлен в ботаническом саду. Американский скульптор Robert Berks[2] в 1983 г. крупными «штрихами» запечатлел в бронзе живой восторженный образ молодого Линнея, ловящего бабочку (рис. 1). Птица на этой скульптуре (Pluvialis apricaria — золоти-

---

[2] Он же автор скульптуры Эйнштейна, установленной около Академии наук в Вашингтоне, фото на первой странице «Поиска» приведено в 2005 г. № 42.

Рис. 3. Памятник К. Линнею в Оксфордском университете (Англия).

Фото из Интернета.

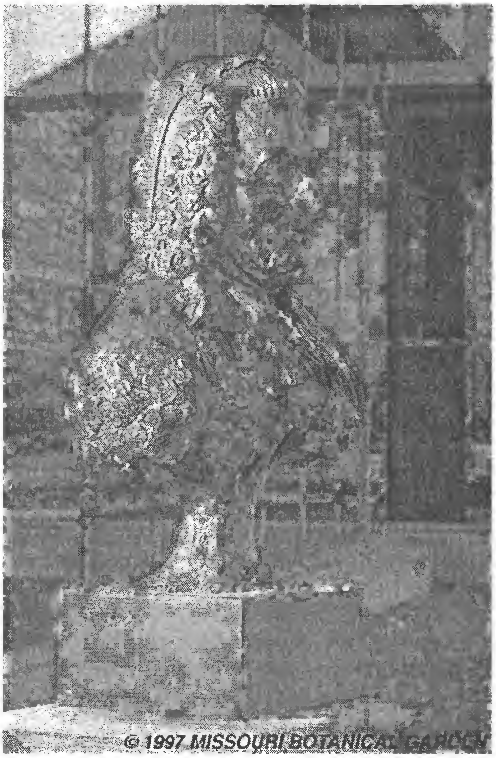


Рис. 4. Памятник К. Линнею в Ботаническом саду штата Миссури (США).

Фото из Интернета.

стый зуек, пролетающий тысячи миль) символизирует множество учеников Линнея, которые путешествовали по всему миру, коллекционируя растения для своего Учителя. Другой памятник (автор Johan Dyfverman) находится перед зданием Чикагского университета (рис. 2). Он был в 1891 г. поставлен в Линкольн-парке, а в 1976 г. перенесен в сад около университета. При этом присутствовал шведский король Карл Густав XVI, его подпись выгравирована в граните пьедестала. В Интернете помещены фотографии памятников Линнею в Оксфордском университете (Англия) (рис. 3), в Ботаническом саду штата Миссури (США) (рис. 4). В Тулзе (штат Оклахома) ботанический сад носит имя Линнея. Но наиболее интересный памятник, по нашему мнению, воздвигнут в Чикагском ботаническом саду.

В России нет ни одного памятника Линнею, у нас почти нет памятников и великим российским ученым..., но память о Линнее со времен российских учеников жива до наших дней.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке гранта НШ-7063.2006.4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров Е. Г. Линней, его жизнь и труды. М.; Л., 1957. 216 с.

Бобров Е. Г. Карл Линней. Л., 1970. 286 с.

Линней К. Философия ботаники. М., 1989. 453 с.

Скворцов А. К. Основные этапы развития представлений о виде // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1967. Т. 72. Вып. 5. С. 11—27.

Скворцов А. К. Систематика на пороге XXI века. Традиционные принципы и основы с точки зрения сегодняшнего дня // Журн. Общей биол. 2002. Т. 63. № 1. С. 82—93.

Станков С. С. Карл Линней — выдающийся шведский натуралист. М., 1957. 31 с.

Уранов А. А. Методологические основы систематики растений (в их историческом развитии). М., 1979. 139 с.

Юзепчук С. В. Линней и проблема вида // Вестн. АН СССР. 1957. № 5. С. 44—50.

Backlund A., Pyck N. Diervillaceae and *Linnaeaceae*, two new families of *Caprifolioides* // Taxon. 1998. Vol. 47. N 1. P. 657—661.

Linnaeus C. Systema Naturae. Lugduni Batavorum. 1735. 14 p. Ed. 12. Holmiae, 1766—1768. Vol. 1—3. P. 2500.

Linnaeus C. Bibliotheca Botanica. Amstelodami, 1736a. 153 p.

Linnaeus C. Fundamenta Botanica. Amstelodami, 1736b. 36 p.

Linnaeus C. Flora Lapponica. Amstelodami, 1737a. 48 p.

Linnaeus C. Critica Botanica. Lugduni Batavorum. 1737b. 270 p.

Linnaeus C. Genera plantarum. Lugduni Batavorum. 1737c. 384 p.

Linnaeus C. Classes plantarum. Lugduni Batavorum. 1738. 656 p.

Linnaeus C. Flora Svecica. Stockholmiae. 1745. 419 p.

Linnaeus C. Philosophia botanica. Stockholmiae, 1751. 362 p.

Linnaeus C. Species plantarum. Holmiae, 1753. Vol. 1—2. 11 + 1200 + 31 p.

SUMMARY

The article presents a brief biographical outline of the eminent scientist Carl Linnaeus. The analysis of Linnaeus' major botanical works is given; his huge contribution to the plant systematics and the reform of natural history is demonstrated; his talent as a professor who raised and educated an extensive school of taxonomists is described; photographic images of Linnaeus' sculptures are presented.

УДК 582.635—1.47 : 581.8

© Т. И. Кравцова, А. А. Оскольский

КЛАДИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СЕМЕЙСТВ *URTICACEAE*, *CECROPIACEAE* И *MORACEAE* НА ОСНОВЕ КАРПОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

T. I. KRAVTSOVA, A. A. OSKOLSKI. CLADISTIC ANALYSIS OF THE *URTICACEAE*, *CECROPIACEAE* AND *MORACEAE* (*URTICALES*) BASED ON CARPOLOGICAL CHARACTERS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12

Поступила 27.12.2005
Окончательный вариант получен 02.11.2006

Для выяснения филогенетических отношений 55 родов из трех близких семейств *Cecropiaceae*, *Moraceae* и *Urticaceae* предпринят их кладистический анализ по 79 признакам плода, семени и пестичного цветка. Большинство признаков относится к структуре перикарпия и семенной кожуры. На полученной кладограмме представители исследованных семейств образуют по отношению к внешней группе (*Ulmaceae*) единую кладу, представляющую собой политомию из 4 ветвей: 1) *Dorstenia*; 2) *Ficus*; 3) субклады, объединяющей 4 рода трибы *Moreae* (*Morus*, *Broussonetia*, *Chlorophora* и *Maclura*); и 4) крупной субклады, включающей *Urticaceae* и *Cecropiaceae*. Полученные результаты показывают парафилию *Moraceae*. Они не согласуются с представлениями о *Moraceae* и *Urticaceae* + *Cecropiaceae* как о двух сестринских группах, но подтверждают более тесные родственные связи *Cecropiaceae* с *Urticaceae*, чем с *Moraceae* и обоснованность выделения *Cecropiaceae* s. str. (за исключением *Poikilospermum*) в отдельное семейство. В составе *Urticaceae* + *Cecropiaceae* выделяются субклады, полностью или частично согласующиеся с трибами сем. *Urticaceae* (Weddell, 1856—1857, 1869) и подсемействами *Urticoideae*, *Lecanthoideae* и *Boehmerioideae* (Кравцова, 2007); подтверждена возможность переноса родов *Hemistylus* и *Rousselia* из *Parietarieae* в *Boehmerieae* (Кравцова, 2007). Рассмотрен семофилез некоторых карпологических признаков. Показано, что билатерально симметричные плоды вторичны по отношению к плодам асимметричным. Крыло плода, образованное перикарпием, возникало в исследуемых родах редко, в сем. *Ulmaceae* (*Ulmus*) и в некоторых линиях развития *Urticaceae*. Крыло плода из околоцветника сформировалось в разных линиях развития *Urticaceae*, а крыло из брактей — у представителей подсем. *Boehmerioideae*. Отмечена тенденция к уменьшению числа слоев перикарпия от 9 и более до 4 и 3, связанная с уменьшением величины плода. Обнаружено, что слизевые клетки в перикарпии появлялись независимо в разных кладах; среди *Urticaceae* + *Cecropiaceae* прослеживается тенденция к увеличению их количества в экзокарпии. Появление слизевых клеток в мезокарпии некоторых *Moraceae* (*Broussonetia*, *Morus*, *Chlorophora*), а также у *Dendrocnide*, *Urera* и *Poikilospermum* сопряжено с формированием у них сочных плодов. Показано, что перфорированная семенная кожура независимо появляется и исчезает во многих кладах, что не подтверждает мнение T. Takaso и H. Tobe (1990) о том, что она представляет собой общую архаичную черту всех *Urticales*.

Ключевые слова: *Urticaceae*, *Cecropiaceae*, *Moraceae*, кладистический анализ, филогенетические связи, плод, семя, перикарпий, семенная кожура.

Порядок *Urticales* относится к числу наиболее дискуссионных таксонов по неопределенности его положения в системе цветковых растений и по числу и объему составляющих его семейств. Разработка системы порядка *Urticales* восходит еще к C. Gaudichaud (1830), M. A. Trécul (1847) и G. Bentham, J. D. Hooker (1880). Одним из самых трудных вопросов филогении этой группы был и остается вопрос об определении границ между семействами *Urticaceae* и *Moraceae*. Традиционно считается, что первое семейство отличается от второго по таким признакам, как уртикоидные тычинки (согнутые в бутонах и резко выпрямляющиеся при цветении), ортотропные (а не анатропные) семязачатки, базальные или суббазальные, и отсутствие млечного сока. Проблема, однако, осложняется из-за наличия 6 тропических родов (*Cecropia*, *Coussapoa*, *Pourouma*, *Musanga*, *Myrianthus*, *Poikilospermum*), включающих около 200 видов, для которых характерно сочетание признаков обоих семейств. Подобно *Moraceae*, они преимущественно древесные, у их представителей отсутствуют уртикоидные тычинки (кроме *Poikilospermum*), но имеются млечники во вторичной ксилеме (Setoguchi et al., 1993). Вместе с тем они сходны с *Urticaceae* по базальному или суббазальному прикреплению семязачатков, редуцированной системе млечников и отсутствию млечного сока (Berg, 1978).

Из-за отсутствия четких границ между *Urticaceae* и *Moraceae* многие систематики XIX в., например Bentham и Hooker (1880), объединяли их в одно семейство, а положение вышеупомянутых «пограничных» родов было и продолжает быть предметом дискуссий. Долгое время эту группу из 6 родов полностью или частично включали в сем. *Moraceae* (Trécul, 1847; Engler, 1889) в составе подсемейств *Conocephaleae* и *Pouroumeae* (или *Conocephaloideae*), однако Gaudichaud (1830) поместил ее в *Urticaceae* как подгруппу *Cecropieae*. Впоследствии H. A. Weddell (1854, 1856—1857, 1869) исключил большинство этих родов из *Urticaceae*, оставив в своей окончательной классификации семейства крапивных лишь род *Poikilospermum*. E. J. H. Corner (1962) же, напротив, снова предложил перенести все 6 родов в сем. *Urticaceae*. W.-L. Chew (1963), руководствуясь признаками строения семязачатка и типами плацентации, сохранил *Poikilospermum* и 3 других рода с мелкими плодами (*Cecropia*, *Coussapoa* и *Musanga*) в составе *Urticaceae*, а 2 крупноплодных поместил в *Moraceae*. Тем самым он, по мнению C. C. Berg (1978), разрушил целостность этой естественной группы. W. T. Wang и C.-J. Chen (1995) и Chen с соавт. (2003) также рассматривают род *Poikilospermum* в составе *Urticaceae*.

Berg (1978) пришел к выводу, что рассматриваемую группу из 6 родов с неясным таксономическим положением следует выделить в отдельное сем. *Cecropiaceae* C. C. Berg. Выделение сем. *Cecropiaceae* не решило, однако, всех проблем, связанных с определением границ в этой группе близких семейств. На основе сравнительно-анатомического исследования древесины и листа K. J. Bonsen и B. J. H. ter Welle (1983, 1984) пришли к выводу, что сем. *Cecropiaceae* разнородно: род *Poikilospermum* должен быть помещен в *Urticaceae*, где он близок к роду *Nothocnide* либо к *Urera* и *Dendrocnide*, в то время как другие 5 родов образуют однородную группу и должны быть помещены в *Moraceae*. Ранее к выводу об обособленности рода *Poikilospermum* от других родов цекропиевых пришел O. Renner (1907), изучавший анатомическое строение листа в этих таксонах. Учитывая эти данные, Berg с соавт. (1990) согласились, что род *Poikilospermum* имеет больше признаков крапивных (в том числе типичные для *Urticaceae* удлиненные цистолиты), чем другие 5 родов. По его мнению (Berg, 1989), разграничение *Cecropiaceae* и *Urticaceae* представляет собой единственную таксономическую проблему в порядке *Urticales* на уровне семейств: остается, однако, неясным, принадлежит ли род *Poikilospermum* к *Cecropiaceae* в качестве отдельного подсемейства или его надо рассматривать как производный от *Urticaceae*.

Для решения вопросов филогении группы рядом авторов (Humphries, Blackmore, 1989; Judd et al., 1994) был проведен кладистический анализ морфологических признаков, который в обеих работах показал парафилию сем. *Cecropiaceae*. По мнению C. J. Humphries и S. Blackmore (1989), однако, все 6 родов цекропиевых более тесно связаны с *Urticaceae*, нежели с *Moraceae*. Результаты анализа свидетельствуют в пользу объединения 3 семейств в широко понимаемое сем. *Moraceae* (Humphries, Blackmore, 1989) или *Urticaceae* (Judd et al., 1994), что согласуется с широкой концепцией семейства, принятой еще Bentham и Hooker (1880). Анализ последовательностей трех пластидных генов — *rbcL*, *trnL-F*, *ndhF* (Sytsma et al., 2002) свидетельствует о полифилии *Cecropiaceae*, а анализ последовательностей *ndhF* (Datwyler, Weiblen, 2004) — о парафилии этой группы, с обособленным положением рода *Poikilospermum*. Результатами этих исследований подтверждена самостоятельность *Moraceae* и *Urticaceae*, но показана бóльшая близость *Cecropiaceae* к *Urticaceae*, чем к *Moraceae* и даже возможность включения *Cecropiaceae* в состав *Urticaceae* (Sytsma et al., 2002). Таким образом, данные молекулярной филогенетики, хотя и несколько противоречивы, согласованно говорят о том, что сем. *Cecropiaceae* выделять не следует.

Что касается родственных связей *Moraceae* и *Urticaceae*, то Corner (1962) пришел к заключению, что оба семейства независимо происходят от общего предка («Proto-*Moraceae*»); сходной точки зрения придерживается и Berg (1989). Об архаичности *Urticaceae* свидетельствуют и находки у некоторых представителей семейства (отдельных видов *Boehmeria*, *Cypholophus* и *Forsskaolea*) рудиментов второго гнезда завязи (Kravtsova, Friis, Wilmot-Dear, 2000; Кравцова, 2005), ранее известных лишь у представителей *Ulmaceae* и *Moraceae*.

Филогенетические связи родов, составляющих сем. *Moraceae*, неоднозначно трактуются разными исследователями (Corner, 1962; Berg, 1983, 1989, 2005; Datwyler, Weiblen, 2004). Филогения сем. *Urticaceae* разработана также недостаточно. На уровне семейства этот вопрос рассматривался на основе данных общей морфологии (Friis, 1989, 1993), анатомии древесины (Bonsen, ter Welle, 1984), анатомии плодов (Кравцова, 2005) и молекулярной филогенетики (Systma et al., 2002; Hadiach et al., 2003). Монофилия *Urticaceae* подтверждена недавно R. S. Beeman (2000, цит. по: Hadiach et al., 2003) на основе анализа морфологических признаков. Филогенез отдельных родов практически не исследован, за исключением недавней работы по роду *Elatostema* (Hadiach et al., 2003). По мнению Friis (1989, 1993), в сем. *Urticaceae* можно различить 3 эволюционные линии, соответствующие трибам *Urticeae* и *Lecantheae*, а также — группировке из триб *Boehmerieae*, *Parietarieae* и *Forsskaoleae* по системе Weddell (1854, 1856—1857, 1869). При этом наличие у *Urticeae* жгучих волосков, а у *Lecantheae* стаминодиев, превратившихся в аппарат выталкивания плодов при автохории, ясно указывают на производный характер этих триб. Древность трибы *Boehmerieae* и сближаемых с ней подтверждается палеоботаническими данными (Knobloch, Mai, 1986; Collinson, 1989): среди наиболее ранних (третичных) находок плодов преобладают роды бемериевых — *Boehmeria*, *Pouzolzia* и *Debregeasia*.

K. J. Bonsen и B. J. H. ter Welle (1984) выявили 2 тенденции в эволюции древесины *Urticaceae*: уменьшение камбиальной активности в трибе *Boehmerieae* и сближаемых с ней *Parietarieae* и *Forsskaoleae*, что соответствует развитию в направлении травянистых форм; и противоположную тенденцию, свидетельствующую о вторичном развитии древесных форм в трибах *Urticeae* и *Lecantheae*. Связь между обеими филогенетическими линиями в сем. *Urticaceae* остается, по их мнению, гипотетической.

Исследования филогении сем. *Urticaceae* молекулярными методами (Sytsma et al., 2002; Hadiach et al., 2003) показали, что ряд триб системы Weddell (например, *Boehmerieae* и *Lecantheae*) являются либо парафилетическими, либо полифилетическими. Согласно K. J. Sytsma et al. (2002), разногласия с традиционной систематикой возникают отчасти из-за неясного положения некоторых гавайских представителей семейства, особенно *Touchardia*.

В результате пересмотра систематики сем. *Urticaceae* на основе материалов сравнительной карпологии одним из авторов настоящей статьи предложен новый вариант системы семейства (Кравцова, 2007), основанный на совокупности всех традиционно используемых признаков и впервые выявленных карпологических признаков. Она включает: впервые установленные 3 подсемейства *Urticoideae*, *Lecanthoideae* и *Boehmerioideae* и 5 триб, из которых одна (триба *Touchardieae*) описана впервые. В трибе *Boehmerieae* впервые описаны подтрибы *Boehmeriinae* и *Myriocarpinae*. Всем надродовым таксонам присущ специфический комплекс карпологических признаков.

Данные об анатомическом строении плода и семени ранее не использовались для анализа филогенетических связей 3 рассматриваемых семейств. Это отчасти связано с недостаточной изученностью структуры плодов *Cecropiaceae* и *Moraceae*. Исследования по карпологии тутовых посвящены лишь отдельным видам из небольшого числа (8) родов и не носят, как правило, сравнительный характер. Вместе с тем А. П. Меликян (1973) показал, что перикарпии изученных им представителей сем. *Moraceae* являются вариантами одного типа, для которого характерно наличие слизесодержащей, паренхимной и склеренхимной зон, особенности строения которых имеют таксономическое значение.

Морфолого-анатомические признаки цветка и плода в последнее время все чаще используются как материал для кладистического анализа, например, семейств *Lythraceae* (Tobe et al., 1998), *Chenopodiaceae* (Flores, Davis, 2001), *Apiaceae* (Spalik et al., 2001). Кладистический анализ признаков строения перикарпия был применен O. Ryding (1995) для уточнения филогении сем. *Lamiaceae* и определения его границы с сем. *Verbenaceae*. Эти работы показали перспективность такого подхода для решения проблем систематики и филогенетики.

Целью настоящей работы было выявление филогенетических связей семейств *Urticaceae*, *Cecropiaceae* и *Moraceae* методом кладистического анализа на основе признаков строения плода, семени и пестичного цветка у этих таксонов.

Материал и методика

Материалом послужили результаты оригинальных исследований морфологии и анатомии плода, семени и цветка у представителей семейств *Urticaceae* (Кравцова, 1990, 1991а, б, 1992, 2000, 2001а, б, 2002, 2003, 2005; Кравцова, Гельтман, 1994; Кравцова, Яковлева, 1997, 1998; Kravtsova et al., 2000, 2003) и *Cecropiaceae* (Кравцова, 1995), а также пока неопубликованные данные по карпологии представителей нескольких мелкосемянных родов цекропиевых (*Musanga*), тутовых и ильмовых. Всего изучено 225 видов из 42 родов *Urticaceae*, 6 родов *Moraceae* (*Broussonetia*, *Chlorophora*, *Dorstenia*, *Ficus*, *Maclura*, *Morus*), 4 родов *Cecropiaceae* (*Cecropia*, *Coussapoa*, *Musanga*, *Poikilospermum*) и 2 родов *Ulmaceae* (*Ulmus*, *Zelkova*). Изученные образцы из сем. *Urticaceae* перечислены в более ранних публикациях (см. выше), а из семейств *Cecropiaceae* и *Moraceae* указаны ниже.

СПИСОК ИССЛЕДОВАННЫХ ОБРАЗЦОВ *ULMACEAE*, *MORACEAE* И *CECROPIACEAE*

Ulmaceae (из коллекции Ботанического музея БИН РАН)

Zelkova crenata Spach., *Ulmus camptestris* L.

Moraceae

Broussonetia L'Hér. ex Venten.: *B. papyrifera* (L.) Vent. Hort. Bot. Pekinensis; Nikitsky Bot. Gard., D. Graff 81 (LE); *B. kazinoki* Siebold.: Bot. Gard. Tohoku Univ.;

Chlorophora: *C. tinctoria* (L.) Bentham & Hooker: Timor, H. O. Forbes 3731 (LE); New Caledonia 1860—1870 (LE);

Dorstenia L.: *D. contrajerva* L.: Оранжереи БИН РАН; Hort. Bot. Coimbra, Portugal; France, Le Breuil., M. et M-me D. Girardon; *D. elata* Gagn.: Bot. Gard. Glasgow; *D. indica* Wall.: Bot. Gard. Glasgow; France, Le Breuil, M. et M-me D. Girardon;

Ficus L.: *F. benjaminoides* Corner, *F. carica* L., *F. elastica* Roxb. (из коллекции Ботанического Музея БИН РАН), *F. isophlebia* Standl.: Mexico, D. E. Breedlove 7443 (INIF), *F. lapathifolia* (Liebm.) Miq.: Mexico, T. Wendt 3070 (CHAPA (2), LE); *F. padifolia* Kunth, subsp. *padifolia*: Mexico, J. J. Guerrero 732 (CBUG, LE); *F. palmeri* S. Watson: Mexico, J. M. Alcocer s. n. (ENCB); *F. turrialbana* Burger: Mexico, T. Neudt 4100 (CHAPA, LE);

Maclura Nutt.: *M. cochinchinensis* (Loureiro) Corner: *M. pomifera* (Rafinesque) C. Schneider: Bot. Gard. Sofia, *M. tricuspidata* Carrière: Hort. Bot. Pekinensis;

Morus L. (Bot. Gard. Sofia): *M. alba* L., *M. bombycis* Koidzumi.

Cecropiaceae

Cecropia Loefl.: *C. distachya* Huber: Brazil, State of Amazonas, B. A. Krukoff 8921 (LE); *C. hispidissima* Cuatree: Colombia, Franco et al. 4569 (BG); *C. membranacea* Trécul: Colombia, G. Woronow et S. Juzepczuk 4655 (LE), *C. obtusifolia* Bertol.: Colombia, C. C. Berg 1549 (BG), Nicaragua, Dr. Lecmann 150 (LE); *C. pachystachya* Trécul: Brazil, Laguna J. P. P. Carauta 4444 (LE), *C. peltata* L.: Colombia, Franco et al. 4649 (BG), British Guiana, A. C. Smith 3426 (LE), *C. reticulata* Cuatree: Colombia, Franco et al. 5551 (BG); *C. schreberiana* Miq.: Puerto Rico, R. J. Wagner 566(LE), *C. utcubumbana* J. Cuatrecasus: Peru, C. C. Berg 1604 (BG);

Coussapoa Aublet.: *C. angustifolia* Aublet: Guyane francaise, Milinon 1863 (LE); *C. asperifolia* Trécul: Brasil, B. A. Krukoff 6662 (LE); *C. latifolia* Aublet: Guana gallica, Poiteau (LE); *C. microcarpa* Trécul subsp. cornifolia (Standley) Akkermans et Berg: Brasil, B. A. Krukoff B 8539 (LE); *C. ovalifolia* Trécul: Brasil, B. A. Krukoff 5657 (LE);

Musanga R. Brown.: *M. cecropioides* R. Brown: Gabon, Jeffrey 219 (K); *M. leo-errerae* Hauman & J. Leonard: Congo (Zaire), Pierlot 134a (K);

Poikilospermum Zipp. ex Miq.: *P. amboinense* Zipp.: New Guinea, H. O. Forbes 685 (LE); *P. microstachys* (Barg. Petr.) Merr.: Malesia, Brunei, E. G. H. Corner 5369 (LE).

Признаки типовой секции рода *Laportea* анализировались отдельно от секции *Fleurya* этого рода. Крупносемянные роды *Cecropiaceae* и *Moraceae* не были включены в исследование. Согласование структурных признаков плода при кладистическом анализе крупно- и мелкосемянных таксонов затруднено, а сам анализ, по-видимому, невозможен, так как развивающиеся из нижней завязи крупные плоды не полностью гомологичны мелким плодам, развивающимся из верхней завязи. У этих категорий плодов из перикарпия сравнима лишь структура эндокарпия.

В работе использованы также сведения из других источников (Weddell, 1856—1857; Bechtel, 1921; Chew, 1963, 1969a, b, c; Chen, 1985; Verkerke, 1988; Friis, 1989, 1993; Berg, 1978, 1983, 1989; Berg et al., 1990; Kubitzki, 1993; Rohwer, 1993; Wilmot-Dear, Friis, 1996; Lobova et al., 2003). Для кладистического анализа было отобрано 79 структурных признаков гинецея, плода и семени (главным образом — признаков анатомического строения перикарпия и семенной кожуры), вариация которых может быть представлена набором из нескольких (от двух до пяти) дискретных состояний.

ПРИЗНАКИ, ИСПОЛЬЗОВАННЫЕ ДЛЯ КЛАДИСТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

1. Обоеполые цветки: 0 — присутствуют, 1 — отсутствуют.

2. Околоцветник обоеполого или пестичного цветка (неаддитивный): 0 — разделен на 4—5 или большее число долей, 1 — разделен на 2—3 доли, 2 — трубчатый, 3 — околоцветник отсутствует.

3. Степень редукции околоцветника (аддитивный): 0 — хорошо развит, 1 — в большей или меньшей степени редуцирован, 2 — полностью редуцирован.

4. Число гнезд в завязи: 0 — второе гнездо завязи или его рудимент иногда присутствуют, 1 — отсутствуют.

5. Тип семязачатка: 0 — анатропный или гемианатропный, 1 — ортотропный или переходный к гемианатропному.

6. Прикрепление семязачатка (аддитивный): 0 — апикальное или субапикальное, 1 — от суббазального до латерального, 2 — базальное или суббазальное.

7. Число рылец: 0 — 2, 1 — 1.

8. Длина плода (аддитивный): 0 — > 2 мм, 1 — 1—2 мм, 2 — < 1 мм.

9. Роль стаминодиев в автохории: 0 — плод не выталкивается, 1 — выталкивается стаминодиями.

10. Роль экзокарпия в автохории: 0 — плод не выталкивается, 1 — выталкивается при разбухании двулопастновидного экзокарпия.

11. Участие цветоложа или плодоножки в дополнительном покрове: 0 — отсутствует, 1 — присутствует.

12. Дополнительный покров из околоцветника: 0 — отсутствует, 1 — присутствует.

13. Участие обертки в дополнительном покрове: 0 — не участвует, 1 — участвует.

14. Структурированность дополнительного покрова (неаддитивный): 0 — отсутствует, 1 — более или менее бесструктурный или листовидный, при высыхании пленчатый или сморщенный (увядающий), 2 — структурированный.

15. Консистенция дополнительного покрова (неаддитивный): 0 — отсутствует, 1 — сухой, 2 — более или менее мясистый.

16. Консистенция перикарпия: 0 — сухой, 1 — с более или менее мясистым наружным слоем.

17. Крыло, образованное перикарпием: 0 — отсутствует, 1 — присутствует.

18. Крыло, образованное околоцветником: 0 — отсутствует, 1 — присутствует.

19. Крыло, образованное брактеями: 0 — отсутствует, 1 — присутствует.

20. Расположение плодов (аддитивный): 0 — одиночные или в рыхлом соплодии, 1 — собраны в более или менее плотное соплодие, но отделимы друг от друга, 2 — в плотном соплодии, не отделимы один от другого.

21. Цветоложе соплодий: 0 — не мясистое, 1 — более или менее мясистое.

22. Плоды в очертании: 0 — овальные или продолговатые, 1 — другой формы (конические, трапециевидные и др.).

23. Симметрия плодов: 0 — симметричные, 1 — асимметричные (со сдвинутыми в сторону одного ребра рыльцем и ножкой).

24. Наличие следов второго плодолистика в виде ребра или крыла: 0 — присутствуют рудименты второго плодолистика в виде крупного ребра или крыла, 1 — отсутствие видимых рудиментов второго плодолистика.

25. Проводящие пучки в середине перикарпия: 0 — 2 или больше, 1 — 1.

26. Наличие каймы или валика, отграничивающего ребра с середины латеральных сторон: 0 — отсутствует, 1 — имеется.

27. Число слоев перикарпия (аддитивный): 0 — более 9, 1 — от 5 до 9, 2 — 4, 3 — меньше 4.

28. Склерификация перикарпия: 0 — частично склерифицирован, 1 — полностью склерифицирован.

29. Консистенция экзокарпия (аддитивный): 0 — не твердый (паренхимный, слизесодержащий, танинсодержащий), 1 — частично склерифицированный, 2 — твердый.

30. Волоски без расширенного основания в составе экзокарпия: 0 — отсутствуют, 1 — присутствуют.

31. Волоски с расширенным основанием в составе экзокарпия: 0 — отсутствуют, 1 — присутствуют.

32. Короткие тонкие заостренные волоски (наряду с волосками другой формы) в составе экзокарпия: 0 — отсутствуют, 1 — присутствуют.

33. Таниновые клетки в составе экзокарпия: 0 — отсутствуют, 1 — имеются.

34. Гидроциты в составе экзокарпия: 0 — отсутствуют, 1 — имеются.

35. Содержимое гидроцитов экзокарпия (неаддитивный): 0 — гидроциты отсутствуют, 1 — содержимое отсутствует, 2 — танины, 3 — слизь.

36. Склереиды в экзокарпии: 0 — отсутствуют, 1 — имеются.

37. Паренхимные клетки в составе экзокарпия: 0 — имеются, 1 — отсутствуют.

38. Слизевые клетки (со слизью в полости) в составе экзокарпия (аддитивный): 0 — отсутствуют, 1 — немногочисленные, 2 — преобладают.

39. Локализация слизи в полости клеток экзокарпия: 0 — отсутствует, 1 — имеется.

40. Локализация слизи в оболочке клеток экзокарпия: 0 — отсутствует, 1 — имеется.

41. Дифференциация мезокарпия (неаддитивный): 0 — мезокарпий отсутствует, 1 — не дифференцирован на зоны или с нечеткой послойной дифференциацией, 2 — дифференцирован на 2 или 3 зоны, 3 — различим лишь 1 (кристаллоносный) слой клеток.

42. Отложения оксалата кальция в мезокарпии (или в эндокарпии, если мезокарпий отсутствует) (неаддитивный): 0 — отсутствуют, 1 — в виде призматических кристаллов, — в виде друз.

43. Аморфный кремнезем в полости клеток мезокарпия: 0 — отсутствует, 1 — присутствует.

44. Кремниевые тела в полости клеток мезокарпия: 0 — отсутствуют, 1 — присутствуют.

45. Распределение клеток с минеральным содержимым по зонам мезокарпия (или в эндокарпии, если мезокарпий отсутствует) (неаддитивный): 0 — отсутствуют, 1 — не образуют зону (по всему мезокарпию, или несколько слоев разделены склеренхимой), 2 — образуют внутреннюю зону.

46. Соединение кристаллоносного слоя с вышележащим окремневшим слоем: 0 — отсутствует, 1 — имеется.

47. Отчетливо септированные кристаллоносные клетки мезокарпия (или эндокарпия, если мезокарпий отсутствует): 0 — отсутствуют, 1 — присутствуют.

48. Строение верхней камеры кристаллоносных клеток (аддитивный): 0 — кристаллоносные клетки отсутствуют или верхняя камера присутствует, 1 — верхняя часть клетки без внутренних выступов или утолщений на оболочке, 2 — верхняя часть клетки с внутренними выступами или утолщениями на оболочке.

49. Белок в клетках мезокарпия (или в эндокарпии, если мезокарпий отсутствует): 0 — отсутствует, 1 — иногда имеется.

50. Распределение неодревесневшей паренхимы в мезокарпии (или в эндокарпии, если мезокарпий отсутствует) (неаддитивный): 0 — неодревесневшая паренхима отсутствует, 1 — присутствует по всему мезокарпию, 2 — образует наружную или среднюю зону.

51. Клетки, сходные с передаточными, в мезокарпии: 0 — отсутствуют, 1 — имеются.

52. Консистенция клеток, сходных с передаточными (аддитивный): 0 — передаточные клетки отсутствуют, 1 — паренхимные, гидроциты, 2 — склерифицированные.

53. Содержимое клеток, сходных с передаточными (аддитивный): 0 — клетки типа передаточных отсутствуют, 1 — содержимое отсутствует, 2 — аморфный кремнезем.

54. Распределение слизесодержащих клеток в мезокарпии (или в эндокарпии, если мезокарпий отсутствует) (неаддитивный): 0 — слизесодержащие клетки отсутствуют, 1 — рассеяны по всему мезокарпию или локализованы в полостях, 2 — образуют одну из зон (наружную или среднюю) или рассеяны в ней.

55. Распределение склерифицированной ткани (не считая кристаллоносного слоя) в мезокарпии (неаддитивный): 0 — склерифицированная ткань отсутствует, 1 — по всему мезокарпию, 2 — образует одну из зон, 3 — мезокарпий или его наружные слои (кроме кристаллоносного) отсутствуют.

56. Содержимое гидроцитов мезокарпия (неаддитивный): 0 — гидроциты отсутствуют, 1 — содержимое присутствует, 2 — танины, 3 — белок, 4 — слизь.

57. Число слоев эндокарпия: 0 — два или больше, 1 — один.

58. Поверхность эндокарпия (косточки) (неаддитивный): 0 — ровная, 1 — с выступами (бугорчатая), образованными за счет увеличения числа слоев склереид эндокарпия, 2 — с выступами (бугорчатая), образованными за счет увеличения длины склереид.

59. Клетки эндокарпия (неаддитивный): 0 — толстостенные склереиды с щелевидной полостью, типа каменистых клеток, 1 — склереиды типа толстостенных паренхимных клеток, с утолщенными тангентальными стенками, 2 — твердые тонкостенные сжатые клетки.

60. Склереиды, сходные с каменистыми клетками, в составе эндокарпия (неаддитивный): 0 — брахисклереиды, 1 — макросклереиды, 2 — отсутствуют.

61. Наличие кристаллоносных клеток в эндокарпии: 0 — отсутствуют, 1 — встречаются.

62. Складчатость эндокарпия: 0 — отсутствует, 1 — имеется.

63. Склереиды (типа каменистых клеток) эндокарпия (аддитивный): 0 — отсутствуют, 1 — не септированные, 2 — септированные.

64. Ориентация клеток эндокарпия: 0 — ориентация отсутствует или неотчетливая, 1 — ориентация вдоль плода имеется.

65. Радиальные стенки клеток эндокарпия (неаддитивный): 0 — в той или иной степени волнистые, 1 — прямые, 2 — клетки неразличимы.

66. Семенная кожура: 0 — отделяется от перикарпия, 1 — не отделяется или отделяется лишь частично.

67. Число слоев семенной кожуры (неаддитивный): 0 — сравнительно многослойная, 1 — большей частью лишь из 2—3 слоев, 2 — бесструктурная (с неразличимыми клеточными слоями) или приближающаяся к ней.

68. Лигнификация клеток семенной кожуры: 0 — имеется, 1 — отсутствует или очень слабая.

69. Экзотеста (аддитивный): 0 — более-менее хорошо развита, 1 — редуцирована (до пленки с различимыми границами клеток), 2 — неразличима.

70. Танины в экзотесте (аддитивный): 0 — много, 1 — немного, 2 — отсутствуют.

71. Хлоропласты в экзотесте: 0 — отсутствуют или небольшое количество, 1 — обильные.

72. Тестальная аэренхима (эндотеста) (неаддитивный): 0 — хорошо развита, более-менее не сжата, 1 — редуцирована (сжата, но различима), 2 — неразличима или границы клеток заметны лишь с помощью СЭМ, 3 — отсутствует (вместо аэренхимы имеется ткань без межклетников).

73. Эндотегмен: 0 — хорошо развит, 1 — редуцирован, 2 — неразличим.

74. Ориентация клеток эндотегмена: 0 — отсутствует, 1 — имеется.

75. Отверстия (межклетники) в экзотесте (аддитивный): 0 — отсутствуют, 1 — небольшие, 2 — крупные и частые.

76. Зародыш: 0 — прямой или слегка согнутый, 1 — согнутый.

77. Семядоли зародыша: 0 — параллельны плодолистикам, 1 — вытянуты в перпендикулярной к плодолистикам плоскости (хотя бы у части видов) или расположены косо.

78. Эндосперм в области семядолей: 0 — 2—3 и более слоев, 1 — 1—2-слойный.

79. Эндосперм: 0 — не руминированный, 1 — руминированный (хотя бы слабо).

Аутоапоморфные признаки (такие, как наличие крыла, образованного перикарпием, для *Discocnide*; 2-слойный экзокарпий у *Gibbsia*) были исключены из анализа.

Для признаков, имеющих более двух состояний, учитывалась их аддитивность. Признак рассматривается как аддитивный, если его состояния соответствуют последовательным этапам некоторого морфологического ряда (или, иными словами, если переход между состояниями [0] и [2] возможен только через состояние [1]). В том же случае, если состояния признака не образуют определенной последовательности (т. е. переход между [1] и [2] возможен напрямую, а не только через [1]), признак считается неаддитивным.

Информация о состояниях 79 выбранных признаков у представителей 55 родов из порядка *Urticales* была представлена в виде матрицы данных (см. таблицу). Род *Zelkova* выбран в качестве представителя внешней группы — сем. *Ulmaceae*, так как это близкий таксон к рассматриваемой нами группе семейств (согласно, например, Takhtajan, 1997 и Thorne, 2000). Кладистический анализ методом парсимонии был выполнен с использованием пакета *WinClada* ver. 0.9.99m24 (Beta) (Nixon, 2000), который представляет собой интерфейс для работы с программой *Nona* (Goloboff, 1993). Для поиска наиболее экономных деревьев использовался алгоритм heuristics. Для полученных деревьев определялась bootstrap-поддержка. Анализ распределения состояний признаков в пределах дерева и выявление синапоморфий, поддерживающих его клады, осуществлялся посредством опции character map.

Результаты и обсуждение

Филогенетические связи между исследованными таксонами

Обработка матрицы данных (см. таблицу) с помощью алгоритма heuristics позволила получить 100 деревьев длиной $L = 512$, характеризуемых индексами Ci = 0.24 и Ri = 0.63. 10 произвольно выбранных деревьев были проанализированы bootstrap-методом по 100 повторностей. Консенсусные деревья, полученные в результате bootstrap-обработки, имеют сходную топологию; одно из этих деревьев приведено на рис. 1.

Как можно видеть на полученной кладограмме (рис. 1), представители *Moraceae*, *Urticaceae* и *Cecropiaceae* образуют единую кладу, имеющую высокую bootstrap-поддержку по отношению к внешней группе (*Ulmaceae*). Эта клада представляет собой политомию из 4 ветвей: 1) *Dorstenia*; 2) *Ficus*; 3) субклады, объединяющей 4 рода трибы *Moreae* (*Morus*, *Broussonetia*, *Chlorophora* и *Maclura*); и 4) крупной субклады, включающей *Urticaceae* и *Cecropiaceae*. На кладограмме *Moraceae* распадается на 3 клады и является парафилетическим таксоном. Парафилия *Moraceae* (однако с иной топологией и филогенетическими связями между трибами) была показана также на кладограммах C. J. Humphries, S. Blackmore (1989) и W. S. Judd et al. (1994), основанных на анализе морфологических признаков. Полученный на-

Матрица данных, использованных для кладистического анализа

Роды	Признаки															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Achudemia	1	0	0	1	1	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Archiboehmeria	1	2	0	1	1	2	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0
Astrothalamus	1	2	0	1	1	2	1	2	0	0	1	1	0	1	1	0
Australina	1	2	0	1	1	2	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0
Boehmeria	1	2	0	0	1	2	1	[12]	0	0	0	1	0	[12]	1	0
Broussonetia	1	2	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1
Cecropia	1	2	0	1	1	2	1	[01]	0	0	0	1	0	1	2	0
Chamabainia	1	2	0	1	1	2	1	2	0	0	0	1	0	1	1	0
Chlorophora	1	0	0	1	0	0	0	[01]	0	0	0	1	0	1	2	0
Coussapoa	1	2	0	1	1	2	1	0	0	0	0	1	0	1	2	0
Cypholophus	1	2	0	1	1	2	1	1	0	0	0	1	0	1	2	0
Debregeasia	1	2	0	1	1	2	1	[01]	0	0	0	1	0	1	2	0
Dendrocnide	1	0	[012]	1	1	2	1	[01]	0	0	[01]	[01]	0	[01]	[02]	[01]
Didymodoxa	1	3	2	1	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Discocnide	1	0	0	1	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Dorstenia	1	2	0	1	0	0	[01]	[01]	0	1	0	0	0	0	0	0
Droguetia	1	3	2	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0
Elatostema	1	1	[01]	1	1	2	1	[12]	[01]	0	0	0	0	0	0	0
Ficus	[01]	[0123]	[01]	1	0	0	[01]	1	0	[01]	1	0	0	2	[12]	[01]
Forsskaolea	1	3	2	1	1	2	1	0	0	0	0	0	1	[01]	1	0
Gesnouinia	1	2	0	1	1	2	1	[01]	0	0	0	1	1	2	1	0
Gibbsia	1	2	1	1	1	2	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1
Gyrotaenia	1	1	1	1	1	2	1	2	0	0	1	0	0	0	0	1
Hemistylus	1	2	0	1	1	2	1	0	0	0	0	1	1	2	[12]	0
Hesperocnide	1	2	0	1	1	2	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0
Laportea секц. *Fleurya*	1	0	[01]	1	1	2	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0
Laportea тип.	1	0	[01]	1	1	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Lecanthus	1	1	1	1	1	2	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0
Leucosyce	1	2	1	1	1	2	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0
Maclura	1	0	0	1	0	0	[01]	0	0	0	0	1	0	1	2	0
Maoutia	1	3	2	1	1	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0

Продолжение таблицы

Роды	Признаки															
	1	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**	**11**	**12**	**13**	**14**	**15**	**16**
Morus	1	0	0	0	0	0	0	[01]	0	0	0	1	0	1	2	1
Musanga	1	2	0	1	1	2	1	0	0	0	0	1	0	1	2	0
Myriocarpa	1	3	2	1	1	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Nanocnide	1	0	0	1	1	2	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0
Neodistemon	1	2	0	1	1	2	1	1	0	0	0	1	[01]	2	1	0
Neraudia	1	2	0	1	1	2	1	[01]	0	0	0	1	0	2	2	0
Nothocnide	1	2	0	1	1	2	1	1	0	0	1	1	0	2	2	0
Obetia	1	0	0	1	1	2	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0
Oreocnide	1	2	0	1	1	2	1	1	0	0	1	1	0	2	2	0
Parietaria	0	2	0	1	1	2	1	1	0	0	0	1	[01]	[12]	1	0
Pellionia	1	0	0	1	1	2	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0
Phenax	1	3	2	1	1	2	1	2	0	0	0	0	[01]	1	1	0
Pilea	1	[01]	[01]	1	1	2	1	[12]	1	0	0	0	0	0	0	0
Pipturus	1	2	0	1	1	2	1	1	0	0	1	1	0	2	2	0
Poikilospermum	1	2	[01]	1	1	2	1	[01]	0	0	0	1	0	1	2	1
Pouzolzia	1	2	0	1	1	2	1	[01]	0	0	0	1	0	2	1	0
Procris	1	[02]	1	1	1	2	1	1	0	0	1	1	0	1	2	0
Rousselia	1	2	0	1	1	2	1	1	0	0	0	1	1	2	[12]	0
Sarcochlamys	1	2	0	1	1	2	1	2	0	0	0	1	0	1	2	0
Soleirolia	1	2	0	1	1	2	1	1	0	0	0	1	1	2	1	0
Touchardia	1	0	0	1	1	2	1	1	0	0	0	1	0	1	2	0
Ulmus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Urera	1	0	0	1	1	2	1	[01]	0	0	0	1	0	[12]	2	0
Urtica	1	0	0	1	1	2	1	[01]	0	0	0	1	0	1	1	0
Zelkova	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Признаки															
	17	**18**	**19**	**20**	**21**	**22**	**23**	**24**	**25**	**26**	**27**	**28**	**29**	**30**	**31**	**32**
Achudemia	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0
Archiboehmeria	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0

Astrothalamus	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	2	0	0	0	0	0
Australina	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	2	1	2	0	0	0
Boehmeria	[01]	[01]	0	0	0	0	[01]	0	1	0	[13]	[01]	[01]	0	0	0
Broussonetia	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	2	0	0	0	0	0
Cecropia	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0
Chamabainia	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	[13]	1	2	0	0	0
Chlorophora	0	0	0	2	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0
Coussapoa	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	[01]	0	0	0
Cypholophus	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0
Debregeasia	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	[01]	0	0	0
Debdrocnide	0	0	0	[012]	[01]	0	[01]	1	[01]	0	[01]	0	[01]	0	0	0
Didymodoxa	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1
Discocnide	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0
Dorstenia	0	0	0	2	0	1	1	1	0	0	2	0	0	0	0	0
Droguetia	0	0	0	2	0	0	1	1	1	0	1	1	2	0	0	0
Elatostema	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0
Ficus	0	0	0	2	[01]	[01]	1	1	0	0	1	[01]	[02]	0	0	0
Forsskaolea	[01]	0	[01]	[02]	0	0	[01]	0	1	0	[13]	0	0	1	0	0
Gesnouinia	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	3	1	2	0	0	0
Gibbsia	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0
Gyrotaenia	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0
Hemistylus	0	0	[01]	[12]	0	0	0	1	1	0	1	1	2	0	0	0
Hesperocnide	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0
Laportea секц. *Fleurya*	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	2	0	0	0	0	0
Laportea тип.	0	0	0	0	0	[01]	1	1	[01]	1	2	0	0	0	0	0
Lecanthus	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0
Leucosyce	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0
Maclura	0	0	0	2	0	[01]	1	1	0	0	[01]	[01]	[02]	0	0	0
Maoutia	0	0	0	1	0	[01]	1	1	1	0	2	0	0	0	1	0
Morus	0	0	0	1	0	[01]	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0
Musanga	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	[01]	0	0	[01]	[01]	[01]
Myriocarpa	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	1	0
Nanocnide	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	2	0	0	0	0	0
Neodistemon	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	2	0	0	0
Neraudia	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	2	0	0	0

Продолжение таблицы

Роды	Признаки															
	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32
Nothocnide	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0
Obetia	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	2	0	0	0	0	0
Oreocnide	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0
Parietaria	0	0	[01]	0	0	0	[01]	1	1	0	3	1	2	0	0	0
Pellionia	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0
Phenax	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	3	0	0	1	0	1
Pilea	0	0	0	0	0	0	[01]	1	1	[01]	[13]	0	0	0	0	0
Pipturus	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	2	1	2	0	0	0
Poikilospermum	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0
Pouzolzia	0	[01]	0	0	0	0	[01]	1	1	0	[01]	1	2	0	0	0
Procris	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0
Rousselia	0	0	[01]	[12]	0	0	0	1	1	0	2	1	2	0	0	0
Sarcochlamys	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	2	0	0	0	0	0
Soleirolia	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	3	1	2	0	0	0
Touchardia	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0
Ulmus	[01]	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
Urera	0	0	0	0	0	0	[01]	1	[01]	0	1	0	0	0	0	0
Urtica	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0
Zelkova	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Признаки															
	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48
Achudemia	0	0	0	0	0	2	1	0	2	1	0	0	2	0	1	1
Archiboehmeria	1	0	0	0	0	1	1	0	2	2	0	0	2	0	1	1
Astrothalamus	0	0	0	0	0	1	1	0	2	2	0	0	2	0	1	2
Australina	0	0	0	1	1	0	0	0	2	1	0	0	2	0	0	0
Boehmeria	[01]	[01]	1	[01]	[01]	[012]	[01]	0	[123]	[12]	0	0	[12]	0	1	1
Broussonetia	0	0	0	0	1	2	0	1	2	2	0	0	2	0	1	1
Cecropia	[01]	[01]	1	0	[01]	[12]	1	0	[12]	1	0	0	2	0	1	1

Chamabainia	1	0	0	0	1	0	0	0	3	1	0	0	2	0	1	1
Chlorophora	0	0	0	0	1	0	0	1	2	2	0	0	2	0	1	1
Coussapoa	[01]	0	0	0	1	[12]	1	0	0	1	0	0	[12]	0	1	1
Cypholophus	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1
Debregeasia	[01]	[01]	1	0	[01]	[012]	[01]	0	2	[12]	0	0	2	0	[01]	1
Dendrocnide	[01]	[01]	[12]	[01]	[01]	[012]	[01]	0	[12]	[02]	[01]	0	[012]	0	[01]	[12]
Didymodoxa	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	2	1	1	2
Discocnide	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Dorstenia	0	0	0	0	0	2	0	0	2	2	0	0	2	0	1	1
Droguetia	0	0	0	0	1	0	0	0	2	2	0	0	2	0	0	1
Elatostema	1	0	0	0	0	[012]	[01]	0	2	2	0	0	2	0	1	1
Ficus	[01]	0	0	[01]	[01]	0	0	0	2	1	0	0	2	0	1	1
Forsskaolea	[01]	0	0	0	[01]	0	0	0	2	1	0	0	2	0	1	1
Gesnouinia	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gibbsia	1	0	0	0	1	2	1	0	2	0	1	0	2	0	0	0
Gyrotaenia	1	0	0	0	1	1	1	0	2	1	1	0	2	0	1	1
Hemistylus	0	0	0	1	1	0	0	0	2	0	1	0	2	0	0	0
Hesperocnide	0	1	1	0	1	2	1	0	2	2	0	0	2	0	1	1
Laportea секц. *Fleurya*	0	1	1	0	1	2	1	0	2	2	0	0	2	0	1	1
Laportea тип.	1	0	0	0	[01]	[012]	[01]	0	2	[02]	0	0	[02]	0	[01]	[12]
Lecanthus	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	2	0	1	2
Leucosyce	0	0	0	0	1	[12]	1	0	2	0	1	0	2	0	0	0
Maclura	0	0	0	[01]	1	0	0	[01]	1	0	0	0	0	0	0	0
Maoutia	1	0	0	0	1	1	1	0	2	0	1	0	2	0	0	0
Morus	0	0	0	0	1	0	0	1	2	2	0	0	2	0	1	1
Musanga	[01]	0	0	0	1	2	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1
Myriocarpa	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	2	0	1	2
Nanocnide	[01]	1	[12]	0	1	2	1	0	2	2	0	0	2	0	1	1
Neodistemon	0	0	0	1	1	0	0	0	2	0	1	0	2	0	0	0
Neraudia	1	0	0	1	1	0	0	0	2	0	0	1	2	0	0	0
Nothocnide	1	0	0	0	1	0	0	0	2	2	1	0	2	1	1	1
Obetia	0	1	1	0	1	2	1	0	2	2	0	0	2	0	1	1
Oreocnide	1	0	0	0	1	0	0	0	2	2	1	0	2	1	1	2
Parietaria	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pellionia	1	0	0	0	0	2	1	0	2	2	0	0	2	0	1	1

Продолжение таблицы

Роды	Признаки															
	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48
Phenax	1	0	0	0	1	0	0	[01]	3	[12]	0	0	2	0	1	1
Pilea	[01]	[01]	[23]	0	0	[012]	1	0	[23]	1	0	0	2	0	1	[12]
Pipturus	0	0	0	1	1	0	0	0	2	0	1	0	2	0	0	0
Poikilospermum	1	0	0	0	1	0	1	0	2	2	0	0	2	0	1	1
Pouzolzia	0	0	0	1	1	0	0	0	2	0	1	0	2	0	0	0
Procris	1	0	0	0	1	1	1	0	2	2	0	0	2	0	1	1
Rousselia	0	0	0	1	1	0	0	0	2	0	1	0	2	0	0	0
Sarcochlamys	0	0	0	0	0	1	1	0	2	2	0	0	2	0	1	1
Soleirolia	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Touchardia	0	1	1	0	0	2	0	0	2	2	0	0	2	0	1	1
Ulmus	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	2	0	0	0
Urera	[01]	[01]	[12]	0	[01]	2	[01]	0	[23]	2	0	0	2	0	1	1
Urtica	[01]	1	[12]	0	1	2	1	0	2	2	[01]	0	2	0	1	1
Zelkova	1	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	2	0	0	0
	Признаки															
	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64
Achudemia	0	2	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0
Archiboehmeria	0	2	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	1	1	0
Astrothalamus	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
Australina	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	1	2	0	0	0	0
Boehmeria	0	[02]	0	0	0	0	[023]	1	[01]	[02]	0	0	0	[01]	1	0
Broussonetia	0	0	0	0	0	2	2	4	1	0	0	0	0	0	1	0
Cecropia	0	0	0	0	0	0	[02]	0	1	[02]	0	1	0	0	1	0
Chamabainia	0	0	0	0	0	0	3	0	[01]	0	0	0	0	0	1	0
Chlorophora	0	2	0	0	0	2	0	4	1	0	0	0	0	0	1	0
Coussapoa	0	0	0	0	0	0	3	0	1	[01]	0	0	1	0	1	0
Cypholophus	0	0	0	0	0	0	2	0	[01]	0	0	0	0	0	1	0
Debregeasia	0	[02]	0	0	0	0	[02]	0	1	0	0	0	0	0	1	0
Dendrocnide	0	[012]	0	0	0	[012]	[02]	[12]	[01]	[012]	0	0	0	[01]	1	0

Didymodoxa	0	2	0	0	0	0	2	0	1	0	1	2	0	0	0	0
Discocnide	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
Dorstenia	0	0	1	2	1	0	2	0	1	2	0	0	0	1	1	0
Droguetia	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	1	2	0	0	0	0
Elatostema	1	2	0	0	0	0	[02]	[13]	1	[02]	0	0	0	[01]	1	1
Ficus	0	[02]	0	0	0	[02]	[02]	0	[01]	0	0	[01]	0	0	1	0
Forsskaolea	0	[02]	0	0	0	0	[02]	0	1	0	1	2	0	0	0	0
Gesnouinia	0	0	0	0	0	0	3	0	1	0	2	2	0	0	0	0
Gibbsia	0	2	1	2	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
Gypotaenia	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
Hemistylus	0	0	1	2	2	0	2	0	1	0	0	0	0	0	1	1
Hesperocnide	0	2	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0
Laportea секц. *Fleurya*	1	2	1	1	1	0	0	[123]	1	2	0	0	0	[01]	1	0
Laportea тип.	1	2	0	0	0	0	0	[123]	1	0	0	0	0	0	1	0
Lecanthus	0	0	1	2	1	0	2	0	1	0	0	0	0	0	1	0
Leucosyce	0	2	1	2	2	0	0	0	1	2	0	0	0	1	1	0
Maclura	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1
Maoutia	0	2	1	2	2	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	0
Morus	0	2	0	0	0	2	0	4	1	2	0	0	0	0	1	0
Musanga	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	1	0	1	1
Myriocarpa	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
Nanocnide	1	2	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0
Neodistemon	0	0	1	2	2	0	2	0	1	0	0	0	0	0	1	1
Neraudia	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Nothocnide	0	0	0	0	0	0	[02]	0	1	0	0	0	0	0	2	0
Obetia	0	2	1	1	1	0	0	1	1	2	0	0	0	[01]	1	0
Oreocnide	0	2	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	2	0
Parietaria	0	0	0	0	0	0	3	0	1	0	2	2	0	0	0	0
Pellionia	0	2	0	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	1	1	1
Phenax	0	0	0	0	0	0	3	0	1	0	0	0	0	0	1	0
Pilea	1	[02]	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0
Pipturus	0	0	1	2	2	0	2	0	1	0	0	0	0	0	1	[01]
Poikolospermum	0	2	0	0	0	2	0	0	1	2	0	0	0	[01]	1	0
Pouzolzia	0	0	1	2	2	0	2	0	[01]	0	0	0	0	0	1	[01]
Procris	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1
Rousselia	0	0	1	2	2	0	2	0	1	0	0	0	0	0	1	1

Продолжение таблицы

Роды	Признаки															
	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64
Sarcochlamys	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
Soleirolia	0	0	0	0	0	0	3	0	1	0	2	2	0	0	0	1
Touchardia	0	2	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0
Ulmus	0	[02]	0	0	0	0	0	0	1	0	2	2	0	0	0	0
Urera	0	[02]	0	0	0	[02]	[02]	[12]	1	[02]	0	0	0	[01]	1	0
Urtica	0	2	0	0	0	0	0	[12]	1	0	0	0	0	0	[12]	0
Zelkova	0	2	0	0	0	0	2	0	1	0	1	2	0	1	0	0

Роды	Признаки														
	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79
Achudemia	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0
Archiboehmeria	0	0	1	1	2	2	0	1	0	0	0	0	1	0	1
Astrothalamus	0	0	2	1	2	2	0	2	0	0	0	0	1	0	0
Australina	0	0	1	1	1	2	0	1	0	1	0	0	0	0	0
Boehmeria	0	0	1	[01]	2	2	0	1	0	0	0	0	[01]	0	[01]
Broussonetia	0	1	1	0	1	1	0	2	0	0	[01]	1	1	0	0
Cecropia	1	0	1	1	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Chamabainia	0	0	1	1	2	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Chlorophora	0	0	1	1	1	2	0	1	2	2	0	1	1	0	0
Coussapoa	0	0	1	0	[12]	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Cypholophus	0	0	1	1	2	2	0	1	1	0	0	0	1	0	0
Debregeasia	0	0	1	1	2	2	0	1	1	0	0	0	1	0	0
Dendrocnide	0	0	1	1	0	[01]	0	1	2	2	[012]	0	0	0	[01]
Didymodoxa	0	0	1	1	1	2	0	1	1	1	0	0	0	0	0
Discocnide	0	1	1	1	1	1	0	1	2	2	0	0	0	0	0
Dorstenia	0	0	1	[01]	[02]	[12]	0	1	[02]	[02]	[12]	1	1	0	1
Droguetia	0	0	1	1	2	2	0	1	0	1	0	0	0	0	0
Elatostema	0	0	[12]	1	[01]	[12]	0	2	2	2	0	0	0	1	0
Ficus	0	[01]	1	[01]	0	1	0	[12]	[01]	0	[01]	0	1	0	0
Forsskaolea	0	0	1	1	2	2	0	1	1	1	0	0	0	0	0

Gesnouinia	2	0	1	1	1	2	1	2	0	1	0	0	0	0	0
Gibbsia	0	1	1	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
Gyrotaenia	0	0	2	1	2	2	0	2	2	2	0	0	1	0	0
Hemistylus	0	0	1	0	0	2	0	1	0	0	[12]	0	0	0	0
Hesperocnide	0	1	1	1	0	1	0	0	2	2	0	0	0	0	0
Laportea секц. *Fleurya*	0	1	1	1	0	1	0	1	2	2	1	0	0	0	[01]
Laportea тип.	0	0	1	1	0	1	0	1	2	2	2	0	0	0	[01]
Lecanthus	0	0	1	1	0	[12]	0	1	2	2	0	0	0	1	0
Leucosyce	0	1	1	1	0	[01]	0	2	0	0	0	0	1	0	0
Maclura	0	0	0	0	1	2	0	0	2	2	[012]	1	0	1	0
Maoutia	0	1	1	1	0	[01]	0	2	0	1	0	0	1	0	0
Morus	0	0	1	[01]	[01]	1	0	2	0	0	[012]	1	1	0	0
Musanga	0	0	1	1	2	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Myriocarpa	0	0	1	1	2	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Nanocnide	0	0	1	1	0	[01]	0	1	2	2	[01]	0	0	0	0
Neodistemon	0	0	1	1	2	2	0	1	0	0	2	0	0	0	0
Neraudia	0	0	1	1	2	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Nothocnide	0	0	1	1	2	2	0	1	0	1	0	0	1	0	0
Obetia	0	1	1	1	0	0	0	1	2	2	1	0	0	0	1
Oreocnide	0	1	1	1	0	[12]	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Parietaria	0	0	1	1	1	2	1	2	0	1	0	0	0	0	0
Pellionia	0	1	[12]	1	[01]	1	0	2	2	2	0	0	0	1	0
Phenax	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	[01]	0	0	0	0
Pilea	0	1	1	1	0	1	0	[12]	[01]	1	0	0	0	1	0
Pipturus	0	0	1	1	[12]	2	0	1	0	1	0	0	0	0	0
Poikilospermum	0	0	1	1	0	0	0	1	2	2	[12]	0	0	0	[01]
Pouzolzia	0	0	1	[01]	[12]	2	0	1	0	0	[012]	0	0	0	0
Procris	0	0	1	1	0	1	0	2	2	2	0	0	0	1	0
Rousselia	0	0	1	0	0	2	0	1	0	0	2	0	0	0	0
Sarcochlamys	0	1	1	1	2	2	0	2	0	0	0	0	1	0	0
Soleirolia	0	0	1	1	1	0	1	2	0	1	0	0	0	0	0
Touchardia	0	0	1	0	2	2	0	1	2	2	2	0	0	0	0
Ulmus	1	0	1	1	[01]	[01]	0	3	0	0	0	0	0	1	0
Urera	0	0	1	1	0	1	0	1	2	2	[01]	0	0	0	[01]
Urtica	0	1	1	1	0	1	0	1	2	2	[01]	0	0	0	0
Zelkova	1	0	0	1	0	0	0	3	0	0	0	0	1	1	1

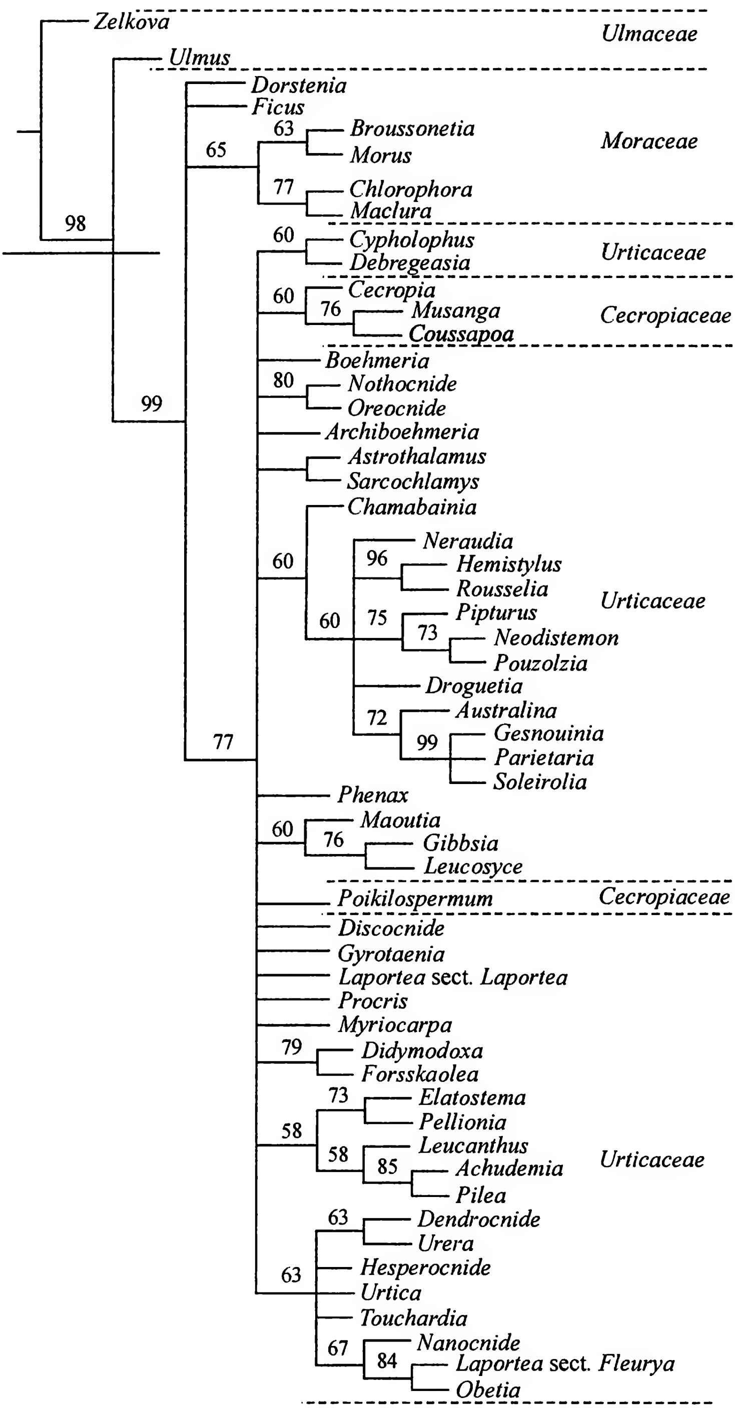


Рис. 1. Принадлежность исследованных родов к семействам порядка *Urticales*.

Показана на дереве (50%-majority rule consensus tree), полученном в результате bootstrap-анализа матрицы данных (см. таблицу) в программе Win-Clada (100 повторностей; 512 шагов; Ci = 0.22; Ri = 0.58). Цифры — индекс bootstrap-поддержки.

ми результат, таким образом, не согласуется с представлением о *Moraceae* и *Urticaceae* + *Cecropiaceae* как о двух сестринских группах, в пользу которого свидетельствуют как анатомо-морфологические (Corner, 1962; Кравцова, 2005), так и молекулярно-филогенетические данные (Sytsma et al., 2002; Datwyler, Weiblen, 2004).

Среди *Moraceae* выделяется клада, состоящая из субклад *Broussonetia* + *Morus* и *Chlorophora* + *Maclura*. Такая топология клады, объединяющей роды из трибы *Moreae*, согласуется с системами *Moraceae* (Corner, 1962; Berg, 1983, 1989; Datwyler, Weiblen, 2004), а также с результатами кладистического анализа на основе морфологических признаков (Humphries, Blackmore, 1989; Judd et al., 1994).

Крупная клада *Urticaceae* + *Cecropiaceae* представляет собой политомию из 11 небольших субклад (имеющих bootstrap-поддержку 58 и выше), а также ветвей, соответствующих отдельным родам *Archiboehmeria*, *Boehmeria*, *Discocnide*, *Gyrotaenia*, *Laportea* (секция *Laportea*), *Myriocarya*, *Phenax*, *Poikilospermum* и *Procris*, родственные связи между которыми остаются неясными. Среди них к *Cecropiaceae* относятся как субклада *Cecropia* + (*Musanga* + *Coussapoa*), имеющая высокую bootstrap-поддержку, так и *Poikilospermum* из базальной политомии; связи между этими двумя группами остаются непроясненными. Наш анализ, таким образом, подтверждает обособленное положение *Cecropiaceae* s. str. (*Cecropia*, *Musanga*, *Coussapoa*, а также не включенные в анализ *Pouruma* и *Myrianthus*) среди *Urticales* и обоснованность их выделения в отдельное семейство (Berg, 1978 и др.; Takhtajan, 1997; Thorne, 2000). Что касается *Poikilospermum*, то его обособленность от *Cecropiaceae* s. str. отмечалась многими исследователями (Renner, 1907; Bonsen & ter Welle, 1983; Humphries, Blackmore, 1989; Berg, 1989; Berg et al., 1990; Кравцова, 1995), ставящими под сомнение саму принадлежность рода к этому семейству. Наши результаты согласуются с точкой зрения этих авторов. Интересно отметить, что на кладограмме, полученной S. L. Datwyler и G. D. Weiblen (2004) по результатам изучения *ndhF* последовательностей, цекропиевые парафилетичны, однако род *Poikilospermum* занимает базальное положение по отношению к субкладе *Urticaceae* + *Cecropiaceae* s. str . В целом же мы можем подтвердить более тесные родственные связи *Cecropiaceae* с *Urticaceae*, чем с *Moraceae*, на что в свое время указывали Corner (1962), Humphries и Blackmore (1989). Согласно полученной нами кладограмме, как и по результатам APG II (2003), *Cecropiaceae* включается в состав *Urticaceae*.

Помимо вышеупомянутой группы, объединяющей 3 рода цекропиевых (*Cecropia*, *Musanga*, *Coussapoa*), в составе клады *Urticaceae* + *Cecropiaceae* выделяются следующие субклады, которые полностью или частично согласуются с трибами *Urticaceae* по системе H. A. Weddell (1854, 1856—1857, 1969) и подсемействами *Urticoideae*, *Lecanthoideae* и *Boehmerioideae* по системе Т. И. Кравцовой (2007).

Субклада *Nothocnide* + *Oreocnide*: оба рода относятся к трибе *Boehmerieae*. Род *Nothocnide* долгое время объединяли с родом *Pipturus*. W.-L. Chew (1969c) выделил его в отдельный род, и наши результаты подтверждают обоснованность этого решения. Следует заметить, что *Nothocnide* сходен с *Pipturus* по анатомическому строению околоцветника при плодах (по такому признаку, как присутствие аморфного кремнезема в мезофилле). По структуре перикарпия, однако, род *Nothocnide* стоит ближе к роду *Oreocnide*, с которым разделяет признак присутствия в мезокарпии кристаллоносного слоя, прочно соединенного с вышележащим окремневшим слоем (Кравцова, 2001б).

Субклада *Maoutia* + *Gibbsia* + *Leucosyce* объединяет группу близких родов, которая обособлена в пределах трибы бемериевых по особым типам строения перикарпия (тип Maoutia, см. Кравцова (2005)) и семенной кожуры (тип Maoutia, вариант Maoutia (Кравцова, 2003)) , сильной редукции или отсутствию околоцветника, плодам, более или менее округло-треугольным в поперечном сечении. Вместе с тем наличие внутреннего слоя мезокарпия, содержащего аморфный кремнезем (Кравцова, 2001б), сближает эти роды с родом *Pouzolzia* и близкими к нему родами трибы *Boehmerieae*.

Субклады *Elatostema* + *Pellionia* и *Achudemia* + *Pilea* + *Lecanthus* включают представителей трибы *Lecantheae* Weddell. Полученные результаты хорошо согласуются с системой Weddell, а также подтверждают близкое родство *Achudemia* и *Pilea*. Chen (1982, по: Friis, 1989) предложил даже включить виды рода *Achudemia* вместе с некоторыми видами *Pilea* в самостоятельную секцию рода *Pilea*. Субклада *Didymodoxa* + *Forsskaolea* также хорошо согласуется с системой Weddell: оба рода относятся к одной трибе *Forsskaoleae* Weddell.

В одну крупную субкладу попадают *Dendrocnide* + *Urera*, *Urtica*, *Hesperocnide*, *Toucharidia*, *Nanocnide* и *Laportea* (секция *Fleurya*) + *Obetia*. Полученная кладограмма не подтверждает близкого родства между представителями двух секций рода *Laportea* (типовой секции и секции *Fleurya*). Наши результаты ставят под сомнение обоснованность объединения этих таксонов в один род, предложенного W. L. Chew (1969b). Большинство родов субклады относятся к подсем. *Urticoideae* (=trib. *Urereae* Weddell), и лишь положение здесь рода *Touchardia*, включаемого Weddell (1856—1857, 1869) в трибу *Boehmerieae* и перенесенного нами (Кравцова, 2007) в подсем. *Lecanthoideae* (где он составляет отдельную трибу *Touchardieae* Kravtsova), не согласуется ни с одной системой семейства. Внимательное рассмотрение структуры гидроцитов экзокарпия и склереид эндокарпия показало, что таксономически важным признаком является не только наличие или отсутствие клеток этого типа в слоях перикарпия, но и их детальное строение (Кравцова, 2007). Эти дополнительные диагностические признаки не были включены в настоящий анализ. Так, по признаку наличия на радиальных стенках гидроцитов и смежных с ними клеток двойных (а не одинарных) тяжей утолщений перикарпий *Touchardia* относится к варианту Pilea (а не Urtica) экзогидроцитного типа. Склереиды эндокарпия с щелевидной полостью, имеющей многочисленные ответвления в верхнюю часть клетки, также указывают на близость к роду *Pilea*.

Другая крупная субклада (*Chamabainia* (*Boehmerieae*), *Droguetia* (*Forsskaoleae*), *Neraudia*, (*Boehmerieae*), *Hemistylus* + *Rousselia* (*Parietarieae*), *Pipturus* + *Neodistemon* + *Pouzolzia* (*Boehmerieae*), *Australiana* (*Forsskaoleae*) + (*Soleirolia* + *Gesnounia* + *Parietaria*)) объединяет роды из 3 близких (согласно I. Friis (1989, 1993)) триб: *Boehmerieae*, *Forsskaoleae* и *Parietarieae*, представители которых имеют полностью склерифицированный перикарпий. В рамках этой субклады род *Chamabainia* из трибы *Boehmerieae* занимает базальное положение по отношению к другим родам группы. Наши результаты согласуются с представлениями I. Friis (1989) о древности трибы *Boehmerieae*, а также о филогенетических связях между этими 3 трибами; они подтверждают правильность объединения их в составе единой группы ранга подсем. *Boehmerioideae* (Кравцова, 2007). Положение на кладограмме родов *Hemistylus* и *Rousselia* (среди родов трибы *Boehmerieae*) подтверждает правомерность их переноса в эту трибу из трибы *Parietarieae* (Кравцова, 2007), на что указывала ранее И. А. Грудзинская (1986).

2 небольшие субклады *Astrothalamus* + *Sarcochlamys* и *Cypholophus* + *Debregeasia* состоят из представителей трибы *Boehmerieae* Weddell. Несмотря на сходство этих 4 родов по таким признакам, как наличие паренхимных клеток в экзокарпии, отсутствие в нем клеток, содержащих танины и практически неразличимую тестальную аэренхиму, рассматриваемые субклады, судя по кладограмме, не родственны.

Хотя в анализ не были включены крупносемянные виды, полученные результаты позволяют тем не менее предположить, что в изучаемой группе имелась тенденция развития плода в сторону мелкосемянности: от превышающих 2 мм дл. (максимально 6.5 мм дл. у некоторых видов рода *Dendrocnide*) к очень мелким, пылевидным, 0.3—0.5 мм дл. (например, у некоторых видов родов *Pilea* и *Elatostema*).

Крыло плода, образованное перикарпием, возникало в исследуемых родах редко, в семействах *Ulmaceae* (*Ulmus*) и в разных линиях развития *Urticaceae*: у *Boehmeria*, *Forsskaolea* (*Boehmerioideae*) и *Discocnide* (*Urticoideae*). Крыло плода из околоцветника также сформировалось в разных линиях развития *Urticaceae* — у *Boehmeria*, *Chamabainia*, *Pouzolzia* (*Boehmerieae*, *Boehmerioideae*) и *Obetia* (*Urticoideae*), а крыло из брактей — у представителей 3 близких триб крапивных — *Boehmerieae*, *Forsskaoleae* и *Parietarieae*, составляющих подсем. *Boehmerioideae*.

Анализ полученной кладограммы показывает, что билатерально симметричные плоды вторичны по отношению к плодам асимметричным. Имеется также тенденция к уменьшению числа слоев перикарпия: от 9 и более до 4 и 3 слоев, что связано с уменьшением величины плода (это показано, в частности, для рода *Dendrocnide* (Кравцова, 2001б)). Почти у половины изученных таксонов в различных кладах достигается фиксированное число слоев перикарпия, равное 4, хотя во многих родах (например, *Maclura*, *Musanga*, *Boehmeria*, *Pouzolzia*, *Dendrocnide*) у некоторых видов встречается многослойный перикарпий (возможно, как предковая черта).

Как можно видеть из рис. 2 и 3, слизевые клетки в перикарпии появлялись независимо в разных кладах. Среди *Urticaceae* + *Cecropiaceae* прослеживается некоторая тенденция к увеличению количества слизевых клеток в экзокарпии (рис. 2). Эта тенденция, однако, не распространяется на крупную субкладу, в которую входят *Chamabainia*, *Parietaria*, *Pipturus* и еще 9 родов, по-видимому из-за склерификации экзокарпия у этих таксонов. Появление слизевых клеток в мезокарпии некоторых *Moraceae* (*Broussonetia*, *Morus*, *Chlorophora*), а также у *Dendrocnide*, *Urera* и *Poikilospermum* сопряжено с формированием у них сочных плодов.

Можно предполагать, что единичные призматические кристаллы были первичной формой отложений оксалата кальция в клетках мезокарпия (рис. 4). Затем в некоторых филогенетических линиях *Moraceae* и *Urticaceae* появились также друзы оксалата кальция. Кроме того, в отдельных кладах (*Nothocnide* + *Oreocnide*, *Maoutia* + (*Gybbsia* + *Leucosyce*), *Hemistylus* + *Rousselia*, *Neodistemon* + *Pouzolzia*, *Gyrotaenia*)) в клетках мезокарпия независимо появляется аморфный кремнезем. Как правило, его появление сопряжено с отсутствием (или утратой?) оксалата кальция.

Наличие перфорированной семенной кожуры отмечено T. Takaso и H. Tobe (1990) у представителей внешней группы (рода *Planera*). Мы не можем, однако, согласиться с мнением этих авторов о том, что перфорированная семенная кожура представляет собой общую архаичную черту всех *Urticales*. Этот признак весьма подвижен, он независимо появляется и исчезает во многих кладах — у *Dorstenia*, *Broussonetia* + *Morus* + *Maclura*, *Phenax*, *Poikilospermum*, *Laportea* (sect. *Laportea*), *Neodistemon* + *Pouzolzia*, *Hemistylus* + *Rousselia*, а также у большинства членов субклады, включающей *Urtica*, *Dendrocnide* и т. д. Тенденция к образованию отверстий в экзотесте (возможно, сначала это были устьица) проявляется в разных семействах и линиях развития в пределах одного семейства на разной структурной основе, в семенной кожуре разных типов (Кравцова, 2003).

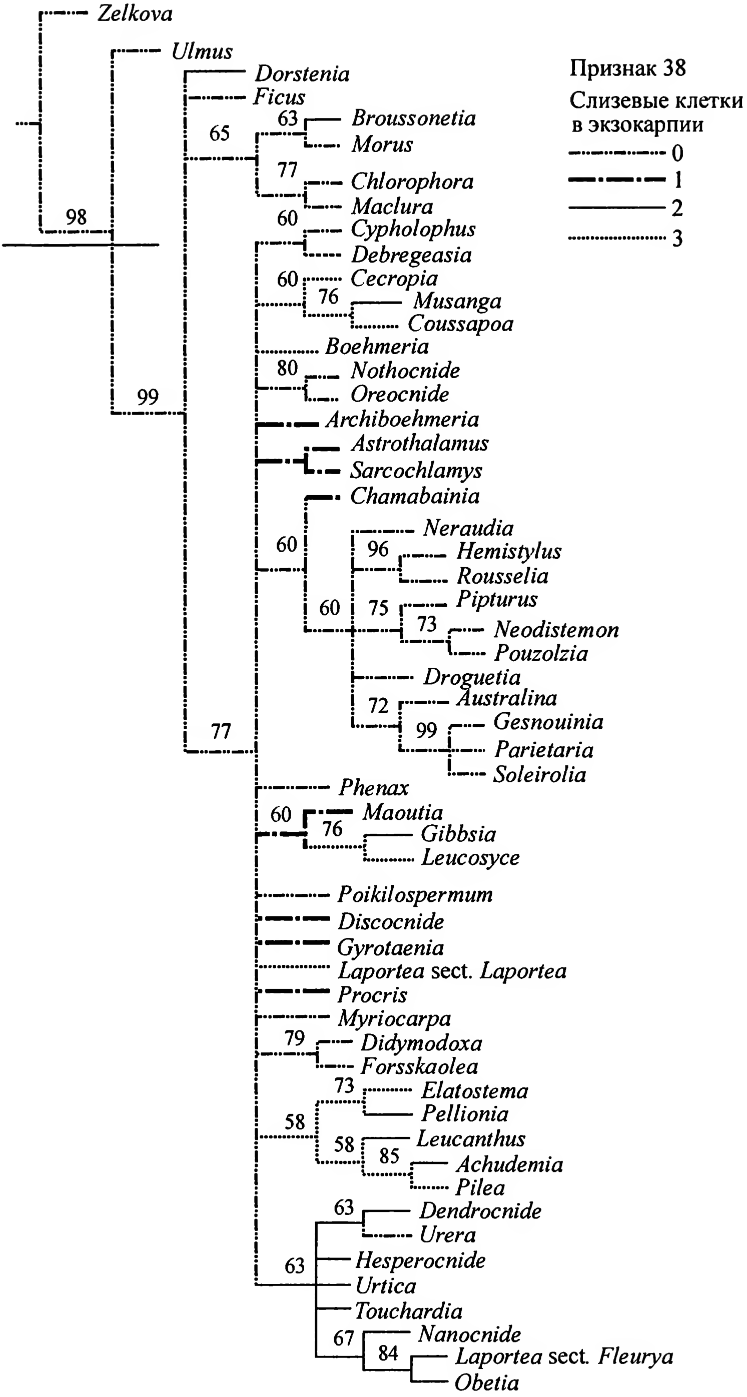


Рис. 2. Наиболее экономный сценарий изменений состояний признака 38 на основе дерева (рис. 1), полученного в результате bootstrap-анализа матрицы данных.

Состояния признака: 0 — клетки отсутствуют, 1 — клеток немного, 2 — клетки этого типа преобладают, 3 — неопределенность состояния.

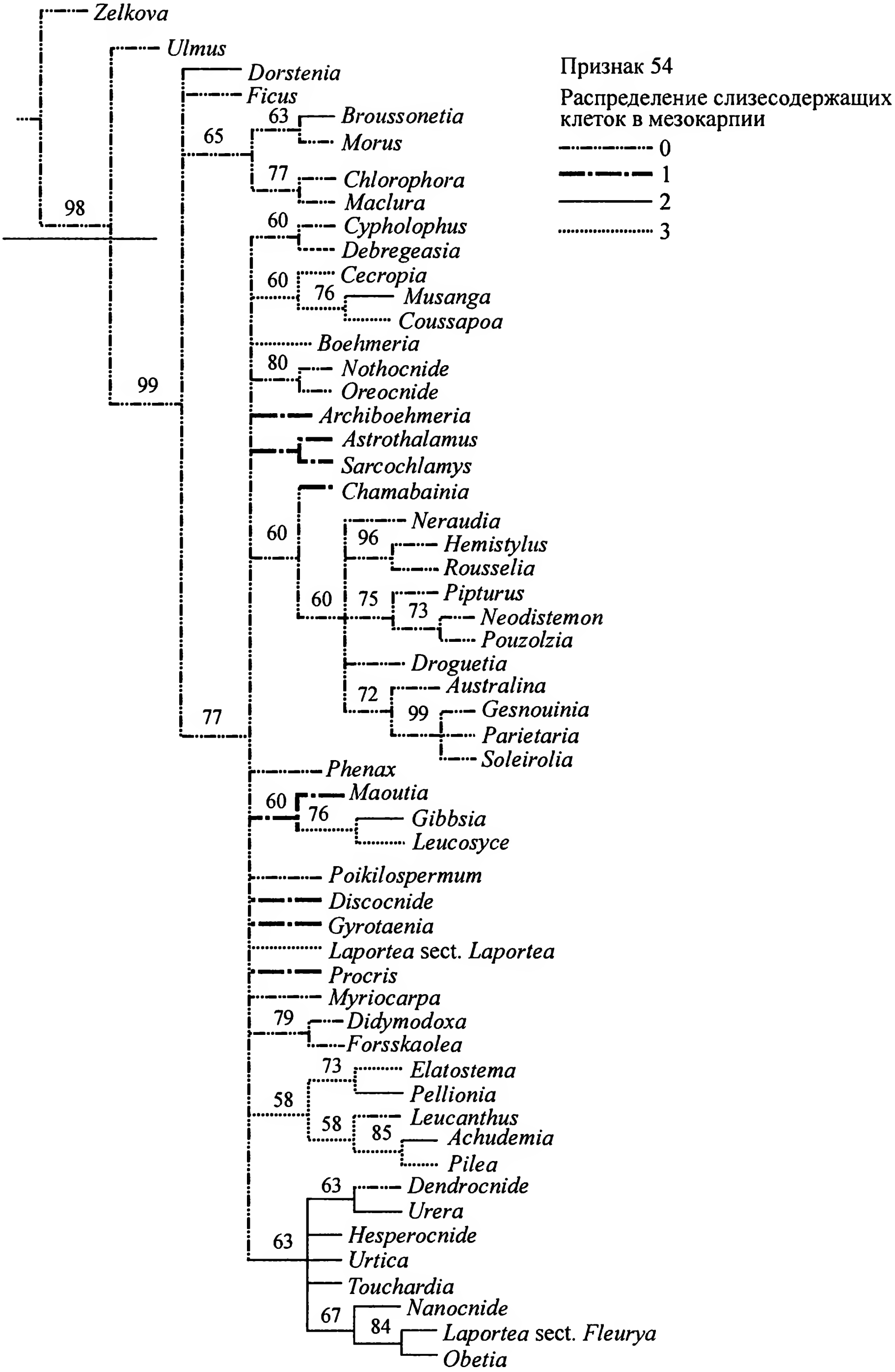


Рис. 3. Наиболее экономный сценарий изменений состояний признака 54 на основе дерева (рис. 1), полученного в результате bootstrap-анализа матрицы данных.

Состояния признака: 0 — слизесодержащие клетки отсутствуют, 1 — клетки рассеяны по всему мезокарпию или локализованы в полостях, 2 — клетки образуют одну из зон (наружную или среднюю) или рассеяны в ней, 3 — неопределенность состояния.

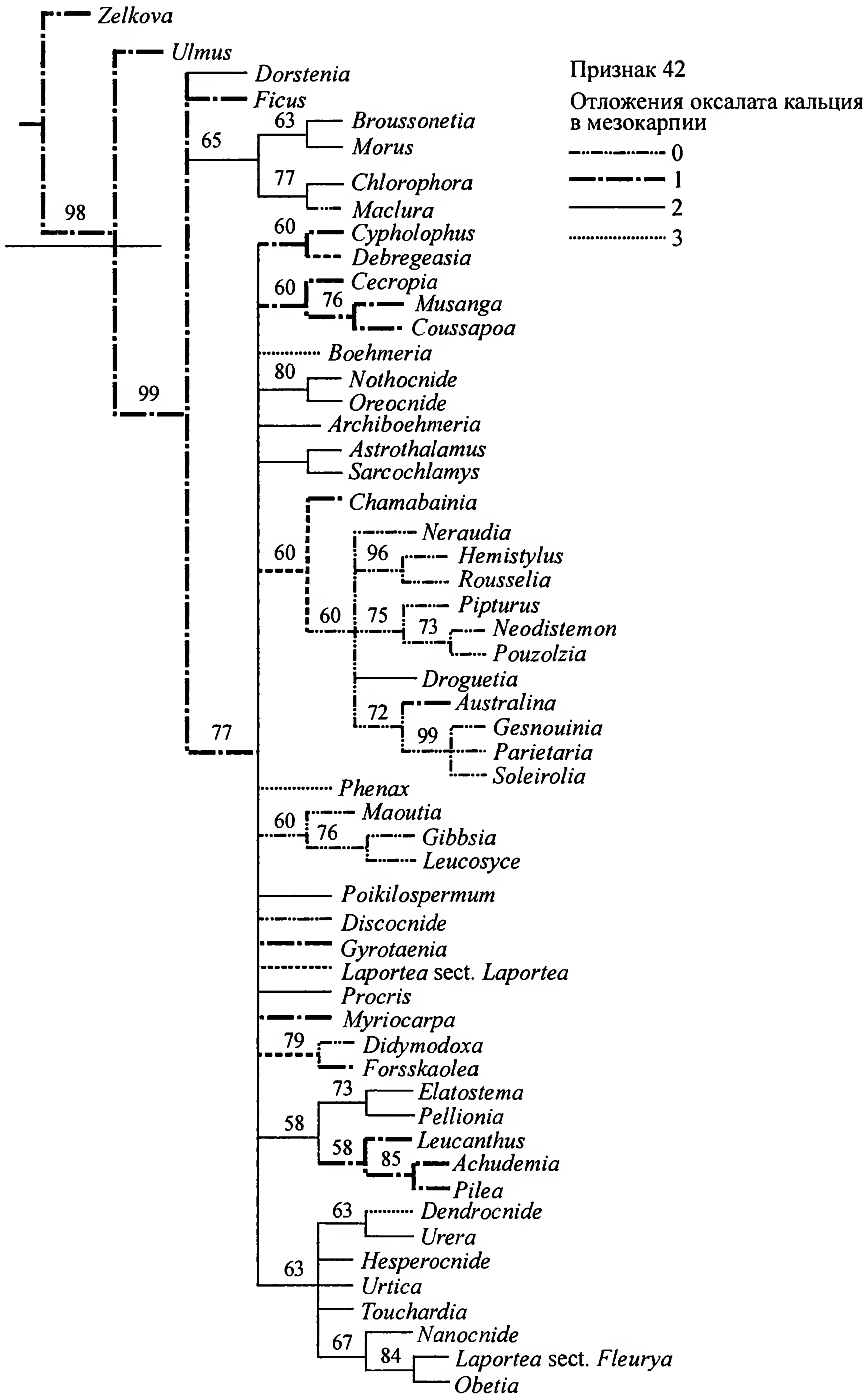


Рис. 4. Наиболее экономный сценарий изменений состояний признака 42 на основе дерева (рис. 1), полученного в результате bootstrap-анализа матрицы данных.

Состояния признака: 0 — отложения оксалата кальция отсутствуют, 1 — оксалат кальция в виде призматических кристаллов, 2 — оксалат кальция в виде друз, 3 — неопределенность состояния.

Благодарности

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 03-04-49660).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грудзинская И. А. Род *Rousselia* (*Urticaceae*) и его новые таксоны // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 7. С. 937—942.

Кравцова Т. И. Карпологическая характеристика представителей рода *Parietaria* (*Urticaceae*). Вторичные покровы и эволюционные тенденции в развитии плода // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 11. С. 1497—1508.

Кравцова Т. И. Карпологическая характеристика представителей рода *Parietaria* (*Urticaceae*). Анатомическое строение и особенности поверхности вторичных покровов плода // Бот. журн. 1991а. Т. 76. № 4. С. 510—524.

Кравцова Т. И. Карпологическая характеристика представителей рода *Parietaria* (*Urticaceae*). Плод и семя // Бот. журн. 1991б. Т. 76. № 9. С. 1211—1226.

Кравцова Т. И. Строение плода в трибе *Parietarieae* (*Urticaceae*) в связи с ее систематикой // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 7. С. 12—29.

Кравцова Т. И. Строение перикарпия и семенной кожуры в семействе *Cecropiaceae* (*Urticales*) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 5. С. 1—14.

Кравцова Т. И. Строение перикарпия в трибе *Forsskaoleae* (*Urticaceae*) в связи с ее систематикой // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 11. С. 29—41.

Кравцова Т. И. Строение перикарпия у представителей трибы *Boehmerieae* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 2001а. Т. 86. № 6. С. 18—39.

Кравцова Т. И. Строение перикарпия в трибе *Urticeae* (*Urticaceae*) в связи с ее систематикой // Бот. журн. 2001б. Т. 85. № 11. С. 29—41.

Кравцова Т. И. Сравнительная анатомия перикарпия в трибе *Lecantheae* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 4. С. 12—30.

Кравцова Т. И. Строение семенной кожуры в семействе *Urticaceae* и родственные связи порядка *Urticales* // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 11. С. 11—41.

Кравцова Т. И. Сравнительная карпология представителей семейства *Urticaceae* Juss. в связи с вопросами их систематики и филогении: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2005. 43 с.

Кравцова Т. И. Система семейства *Urticaceae* // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 1. С. 3—28.

Кравцова Т. И., *Гельтман Д. В.* Анатомия и ультраскульптура перикарпия и семенной кожуры у представителей рода *Urtica* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 2. С. 27—44.

Кравцова Т. И., *Яковлева О. В.* Особенности строения кристаллоносных клеток в перикарпии *Urticaceae* // Тр. Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений, посвященной 150-летию со дня рождения И. П. Бородина. СПб., 2—6 июля 1997. С. 185—186.

Кравцова Т. И., *Яковлева О. В.* О некоторых структурных особенностях содержащего минеральные отложения слоя перикарпия у представителей трибы *Boehmerieae* (*Urticaceae*) // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков: Тез. докл., представленных II (X) съезду Русск. ботан. о-ва. СПб., 1998. Т. 2. С. 47.

Меликян А. П. Сравнительная анатомия семенной кожуры *Hamamelidales* и близких порядков в связи с их систематикой: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Ереван, 1973. 51 с.

Яковлева О. В., *Кравцова Т. И.* Ультраскульптура клеток перикарпия *Urtica dioica* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 33—41.

Bechtel A. R. The floral anatomy of the *Urticales* // Amer. J. Bot. 1921. Vol. 8. P. 386—410.

Bentham G., *Hooker J. D.* *Urticaceae* // Genera Plantarum. 1880. Vol. 3. Pt 1. P. 341—395.

Berg C. C. *Cecropiaceae* — a new family of the *Urticales* // Taxon, 1978. Vol. 27. N 1. P. 39—44.

Berg C. C. Dispersal and distribution in the *Urticales* — an outline // Sonderbd. Natürwiss. Ver. Hamburg, 1983. Vol. 7. P. 219—229.

Berg C. C. Systematics and phylogeny of the *Urticales* // Evolution, systematics, and fossil history of the *Hamamelidae*. The systematic association. Special vol. N 40B. Oxford, 1989. Vol. 2 «Higher» *Hamamelidae*. P. 193—220.

Berg C. C. Flora Malesiana precursor for the treatment of *Moraceae*: other genera than *Ficus* // Blumea. 2005. Vol. 50. N 3. P. 535—550.

Berg C. C., *Akkermans R. W. A. P.*, *van Heusden E. C. H.* *Cecropiaceae*: *Coussapoa* and *Pourouma*, with an introduction to the family // Flora Neotropica. Monograph N 51. New York, 1990.

Bonsen K. J., ter Welle B. J. H. Comparative wood and leaf anatomy of the *Cecropiaceae* (*Urticales*) // Bull. Mus. Nath. Hist. Nat. Paris. 1983. Sér. 4. T. 5. Sect. B. Adansonia N 2. P. 152—177.

Bonsen K. J., ter Welle B. J. H. Systematic wood anatomy and affinities of the *Urticaceae* // Bot. Jahrb. Syst. 1984. Bd 105. H. 1. S. 49—71.

Chen C.-J. Sphaerotylos C. J. Chen — a remarkable new genus of *Urticaceae* from China, with notes on the stigmas of the family // Acta Phytotaxonomica Sinica, 1985. Vol. 23. N 6. P. 444—456.

Chen C.-J., Lin Qi, Friis I. et al. *Urticaceae* // Flora of China Beijing., 2003. Vol. 5. P. 76—189.

Chew W.-L. A revision of the genus *Poikilospermum* (*Urticaceae*) // Gard. Bull. Singapore, 1963. Vol. 20. Pt I. P. 1—103.

Chew W.-L. Laportea and allied genera // Gard. Bull. Singapore. 1965. Vol. 21. Pt 2. P. 195—208.

Chew W.-L. A monograph of *Dendrocnide* (*Urticaceae*) // Gard. Bull. Singapore. 1969a. Vol. 25. Pt I. P. 1—104.

Chew W.-L. A monograph of *Laportea* (*Urticaceae*) // Gard. Bull. Singapore. 1969b. Vol. 25. Pt I. P. 111—177.

Chew W.-L. Nothocnide (*Urticaceae*) in Malesia // Gard. Bull. Singapore. 1969c. Vol. 24. P. 361—373.

Collinson M. E. The fossil history of the *Moraceae*, *Urticaceae* (including *Cecropiaceae*), and *Cannabaceae* // Evolution, systematics, and fossil history of the *Hamamelidae*. The systematic association. Special vol. N 40B, Oxford, 1989. Vol. 2 «Higher» *Hamamelidae*. P. 319—339.

Corner E. J. H. The classification of *Moraceae* // Gard. Bull. Singapore. 1962. Vol. 19. Pt II. P. 187—252.

Datwyler S. L., Weiblen G. D. On the origin of the fig: phylogenetic relationships of *Moraceae* from *ndhF* sequences // Amer. J. Bot. 2004. Vol. 91. N 5. P. 767—777.

Engler A. Moraceae, Urticaceae // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 1889. Teil 3. H. 1. Abt. 1. Leipzig, Wilhelm Engelmann. S. 6—118.

Flores H., Davis J. I. A cladistic analysis of *Atripliceae* (*Chenopodiaceae*) based on morphological data // J. Torrey Bot. Soc. 2001. Vol. 128. N 3. P. 297—319.

Friis I. The *Urticaceae*: a systematic review // Evolution, systematics, and fossil history of the *Hamamelidae*. The systematic association. Special vol. N 40B, Oxford, 1989. Vol. 2. «Higher» *Hamamelidae*. P. 285—308.

Friis I. Urticaceae // K. Kubitzki, J. G. Rohwer, V. Bittrich (eds). The families and genera of vascular plants. Springer, Berlin et al. 1993. Vol. 2. Flowering plants. *Dicotyledones*, *Magnoliid*, *Hamamelid* and *Caryophyllid* families. P. 612—630.

Gaudichaud C. Botanique, pt. 12 // de Freycinet L. Voyage autour du monde ... executé sur corvettes de S. M. l'Uranie et la Physicienne, Paris, 1830. Pillet-ainé. P. 465—522.

Goloboff P. NONA, computer program for cladistic parsimony analysis, with documentation, published by the author, L. H. Bailey Hortorium, Ithaka. New York, 1993.

Hadiah J. T., Quinn C. J., Conn B. J. Phylogeny of *Elatostema* (*Urticaceae*) using chloroplast DNA data // Telopea. 2003. Vol. 10. N. 1. P. 235—246.

Humphries C. J., Blackmore S. A review of the classification of the *Moraceae* // Evolution, systematics, and fossil history of the *Hamamelidae*. The systematic association. Special vol. N 40B, Oxford, 1989. Vol. 2. «Higher» *Hamamelidae*. P. 267—277.

Judd W. S., Sanders R. W., Donoghue M. J. Angiosperm family pairs: preliminary phylogenetic analyses. Harvard Pap. Bot. 1994. N 5. P. 1—51.

Judd W. S., Campbell C. S., Kellog E. A., Stevens P. F. Plant systematics. A phylogenetic approach. Sinauer Associates, Inc. Publishers Sunderland, Massachusetts, 1999. 464 p.

Knobloch E., Mai D. H. Monographie der Früchte und Samen in der Kreide von Mitteleuropa. Praha, 1986. 223 S.

Kravtsova T. I., Friis I., Wilmot-Dear C. M. Morphology and anatomy of fruits in New World *Boehmeria* in relation to taxonomy // Kew Bull. 2000. Vol. 55. N 1. P. 43—62.

Kravtsova T. I., Friis I., Wilmot-Dear C. M. Morphology and anatomy of fruits in *Pouzolzia* (*Urticaceae*) in relation to taxonomy // Kew Bull. 2003. Vol. 58. N 2. P. 297—327.

Kubitzki K. Cecropiaceae // K. Kubitzki, J. G. Rohwer, V. Bittrich (eds). The families and genera of vascular plants. Springer, Berlin et al. 1993. Vol. 2. Flowering plants. *Dicotyledons*, Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid families. P. 243—246.

Lobova T. A., Mori S. A., Blanchard F. et al. *Cecropia* as a food resource for bats in French Guiana and the significance of fruit structure in seed dispersal and longevity // Amer. J. Bot. 2003. Vol. 90. N 3. P. 388—403.

Nixon K. C. WinClada ver. 0.9.99 m 24 (Beta). Published by the author. Ithaka. New York, 2000.

Renner O. Beitrage zur Anatomie und Systematik der Artocarpeen und Conocephaleen, insbesondere der Gattung *Ficus* // Bot. Jahrb. 1907. Bd 33. H. 4—5. S. 319—448.

Rohwer J. G. Moraceae // K. Kubitzki, J. G. Rohwer, V. Bittrich (eds). The families and genera of vascular plants. Springer, Berlin et al. 1993. Vol. 2. Flowering plants. *Dicotyledones*, Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid families. P. 438—453.

Ryding O. Pericarp structure and phylogeny of the *Lamiaceae—Verbenaceae*-complex // Pl. Syst. Evol. 1995. Vol. 198. P. 101—141.

Setoguchi H., Tobe H., Ohba H., Okazaki M. Silicon-accumulating idioblasts in leaves of *Cecropiaceae* (*Urticales*) // J. Plant Res. 1993. Vol. 106. N 1084. P. 327—335.

Spalik K., Wojewodzka A., Downie S. R. The evolution of fruit in *Scandiceae* subtribe *Scandicinae* (*Apiaceae*) // Can. J. Bot. 2001. Vol. 79. P. 1358—1374.

Sytsma K. J., Morawetz J., Pires J. C. et al. Urticalean rosids: circumscription, rosid ancestry, and phylogenetics based on *rbcL*, *trnL-F* и *ndhF* sequences // Amer. J. Bot. 2002. Vol. 89. N 9. P. 1531—1546.

Takaso T., Tobe H. Seed coat morphology and evolution in *Celtidaceae* and *Ulmaceae* (*Urticales*) // Bot. Mag. Tokyo. 1990. Vol. 103. N 1069. P. 25—41.

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.

Tobe H., Graham S. A., Raven P. H. Floral morphology and evolution in the *Lythraceae* sensu lato // S. J. Owens, P. J. Rudall (eds). Reproductive biology. Royal Botanic Gardens, Kew. 1998. P. 329—344.

The Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG II // Bot. J. Linn. Soc. 2003. Vol. 141. P. 399—436.

Thorne R. F. The classification and geography of the flowering plants: dicotyledons of the class *Angiospermae* // Bot. Rev. 2000. Vol. 66. N 4. P. 441—647.

Trécul M. A. Mémoire sur la famille des Artocarpées // Ann. Sci. Nat. Bot. 1847. Sér. 3. T. 8. P. 114—172.

Verkerke W. Anatomy and reproductive biology of some African *Ficus* species (*Moraceae*). [Amsterdam, 1988]. 95 c.

Wang W. T., Chen C. J. Urticaceae // Flora Reipublicae Popularis Sinicae (Delectus florae Reipublicae Popularis Sinicae). 1995. T. 23 (2). 448 p.

Weddell H. A. Revue de la famille des Urticacées // Ann. Sci. Nat. Bot. 1854. Sér. 4, 1. P. 173—212.

Weddell H. A. Monographie de la famile des Urticacées. 1856—1857 // Archiv. Mus. Hist. Nat. (Paris). T. 9. P. 1—592.

Weddell H. A. Urticacées / A. P. Candolle de (ed.). Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. 1869. Pars 16, 1. P. 32—235.

Wilmot-Dear C. M., Friis I. The New World species of *Boehmeria* and *Pouzolzia* (*Urticaceae*, tribus *Boehmerieae*). A taxonomic revision // Opera Bot. 1996. N 129. 103 p.

SUMMARY

Cladistic analysis of phylogenetic relationships within 55 genera of the *Cecropiaceae*, *Urticaceae* and *Moraceae* families based on 79 characters of fruits (mainly pericarp), seeds, and pistillate flowers has been carried out. Genera of the three families form a single well-supported clade in relation to *Ulmaceae* taken as an outgroup. This large clade consists of 4 subclades: (1) *Dorstenia*, (2) *Ficus*, (3) 4 genera of the tribe *Moreae* (*Moraceae*), and (4) all the genera of *Urticaceae* and *Cecropiaceae*. Our results confirm paraphyly of *Moraceae* and monophyly of *Urticaceae* + *Cecropiaceae* in spite of the authors (Judd et al., 1999; Systma et al., 2002; Datwyler, Weiblen, 2004) who regarded *Moraceae* and *Urticaceae* + *Cecropiaceae* as two sister groups. Separate position of *Cecropiaceae* s. str. (except *Poikilospermum*) within the *Urticaceae* + *Cecropiaceae* clade has also been shown. A large subclade within that clade consists of *Chamabainia*, *Droguetia*, *Neraudia*, *Hemisylus*, *Rousselia*, *Pipturus*, *Neodistemon*, *Pouzolzia*, *Australina*, *Soleirolia*, *Gesnouinia*, and *Parietaria* belonging to the tribes *Boehmerieae*, *Forsskaoleae* and *Parietarieae* of Weddell's (1856—1857, 1869) classification of *Urticaceae*; therefore, the close relationships of these three tribes united into the subfamily *Boehmerioideae* (Kravtsova, 2007) have been supported. Position of *Hemistylus* and *Rousselia* within the tribe *Boehmerioideae* instead of *Parietarieae* (Kravtsova, 2007) has been confirmed. The subclades within the *Urticaceae* + *Cecropiaceae* clade nearly correspond to other Weddell's tribes of the *Urticaceae*. The cladistic analysis revealed close relationships of *Touchardia* to the *Urticoideae* members instead of an isolated position of the genus in the *Lecanthoideae* (it was recognized by Kravtsova (2007) as a separate tribe *Touchardieae*). Position of *Touchardia* on the cladogram (within the *Urticoideae*) cannot be considered entirely settled, for characters of detailed structure of exocarp cells with cell wall ingrowths and of endocarp sclereids, unfortunately, were not included in the analysis. Evolution of some carpological characters within the taxa under study has been analyzed. The fruit asymmetry should be regarded as a

plesiomorphic condition, whereas its bilateral symmetry — as an apomorphic one. Winged pericarp appears in *Ulmaceae* and in two genera of *Urticaceae* (i. e. in *Discocnide* and *Boehmeria* belonging to different subclades), the enlarged wing-like perianth lobes originated in many clades of the *Urticaceae*, whereas the enlarged wing-like bracts is a synapomorphy of the *Boehmerioideae* subclade. The pericarp cell number tends to decrease from 9 and more to a fixed smaller number (4 or even 3), that is correlated with reduction of the fruit size. Mucilaginous cells in the pericarp appear independently in different subclades within *Urticaceae* + *Cecropiaceae*; their number in the exocarp tends to increase. Formation of these cells in the mesocarp of some taxa (*Boussonetia*, *Morus*, *Chlorophora*, *Dendrocnide, Urera, Poikilospermum*) is possibly correlated with appearance of fleshy fruits. Single prismatic crystals seem to be the first form of Ca oxalate depositions in the pericarp cells; the appearance of its druses and/or of the amorphous silica seems to be an apomorphic condition. The perforated seed coats are formed on different structural basis in different lineages within the group; its disappearance is synapomorphy for some subclades. Therefore, our results are not agree with T. Takaso and H. Tobe's (1990) opinion about that feature as a common archaic trait within *Urticales*.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.452 : 582.998.2

© А. К. Тимонин,[1] Л. В. Озерова,[2] М. В. Ремизова[1]

ОСОБЕННОСТИ МОРФОГЕНЕЗА ЛОЖНОБИФАЦИАЛЬНЫХ ЛИСТЬЕВ *SENECIO SERPENS* В СРАВНЕНИИ С *S. HALLIANUS* И *S. SPICULOSUS* (*ASTERACEAE*)

A. C. TIMONIN, L. V. OZEROVA, M. V. REMIZOVA. DEVELOPMENT OF PSEUDO-BIFACIAL LEAVES OF *SENECIO SERPENS* AS COMPARED TO *S. HALLIANUS* AND *S. SPICULOSUS* (*ASTERACEAE*)

[1] Московский государственный университет им. В. М. Ломоносова
119992 Москва, Воробьевы горы, 1(12)
Факс (495) 939-18-27
E-mail: timonin@herba.msu.ru
[2] Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН
127276 Москва, ул. Ботаническая, 4
Факс (495) 619-40-66
E-mail: ozerov@starlink.ru

Поступила 18.09.2006

Ложнобифациальные листья *Senecio serpens*, вероятнее всего, возникли из вальковатых. Однако в их морфогенезе совершенно отсутствует стадия цилиндрического унифациального или субунифациального Oberblatt, характерная для развития вальковатых листьев. В развитии ложнобифациального листа за стадией дорсивентрального уплощенного бифациального примордия непосредственно следует стадия дорсивентрального уплощенного Oberblatt, дающего начало унифациальной или субунифациальной дорсивентрально уплощенной листовой пластинке. Такое отклонение от хода развития, отражающего «основной биогенетический закон», по-видимому, представляет собой гетерохронию. Незначительные различия в местоположении зоны интеркалярного роста Oberblatt приводят к образованию унифациальной либо субунифациальной ложнобифациальной пластинки листа. Вероятно, что у некоторых таксонов эволюционные взаимоотношения унифациальных и бифациальных листьев могли быть обратимыми.

Ключевые слова: ложнобифациальные листья, унифациальные листья, вальковатые листья, морфогенез листьев, *Senecio*.

Ложнобифациальные листья *Senecio serpens* Rowl. представляют собой уникальный тип уплощенных в трансверсальной плоскости листьев, видимый край пластинки которых не совпадает с морфологическим краем листа, разделяющим адаксиальную и абаксиальную стороны.[1] Настоящая абаксиальная сторона в большинстве случаев ограничена небольшим участком в основании листа, выклинивающимся акропетально (см. таблицу-вклейку, *1*, стрелка); у отдельных листьев она узкой полоской протягивается посередине видимой адаксиальной стороны почти до самого окончания листа (Тимонин, Озерова, 1993а, б). В любом случае бóльшая часть видимой адаксиальной стороны соответствует участку морфологически абаксиальной стороны, находящемуся на вентральной стороне листа.

---

[1] Ранее были известны только листья с уплощенными или желобчатыми ложнобифациальными черешками (Troll, Meyer, 1955).

Если происхождение ложнобифациальных листьев *S. serpens* от вальковатых унифациальных или субунифациальных листьев, известных у других крестовников, практически несомненно (Тимонин, Озерова, 1993б), то формирование столь специфичных листьев в онтогенезе до сих пор оставалось совершенно неизвестным. Следует отметить, что развитие листа у видов *Senecio* почти не привлекало внимание исследователей, и нам известна только одна работа, в которой достаточно подробно описан морфогенез весьма своеобразного субунифациального листа *S. rowleyanus* Jacobs., дифференцированного на черешок и шаровидную пластинку (Hillson, 1979). Для сравнения в настоящее исследование включены данные по морфогенезу вальковатых листьев *Senecio* на примере *S. hallianus* Rowl. и *S. spiculosus* (Seph.) Rowl.

Материал и методика

Материал для исследования был собран с вегетирующих растений в оранжерее Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН.

Срезанные верхушки активно растущих побегов после удаления всех листьев крупнее 1 мм фиксировали в течение 3 дней в 70%-м этаноле, количество которого не менее чем в 30 раз превышало объем материала. Избыток фиксатора был необходим для экстракции слизи, большое количество которой препятствовало обезвоживанию объектов, необходимому для электронной микроскопии. Используя стереоскопический микроскоп МБС-9, с зафиксированных верхушек побегов под слоем 70%-го этанола с помощью игл для шприца и пинцета с отточенными концами удаляли все листья, мешающие исследованию. Подготовленный таким образом материал для обезвоживания проводили по серии растворов: 96%-й этанол, 100%-й этанол, смесь 100%-го этанола и 100%-го ацетона (1 : 1), 100%-й ацетон, сменяя каждый раствор по 3 раза и выдерживая в каждой смене не менее 2 ч.

Обезвоженный материал высушивали при критической точке, приклеивали лаком к столикам для сканирующего электронного микроскопа и напыляли смесью Pt, Pd, Au и Ag в разных сочетаниях. Приготовленные таким образом препараты исследовали под электронными микроскопами Camscan 4DV и Hitachi S405-A.

Результаты исследования

Развитие унифациального листа *Senecio spiculosus*

Терминальная почка малого объема. Апекс варьирует от едва выпуклого до слегка вогнутого (см. таблицу-вклейку, *3*, *4*). Лист закладывается на периферии апекса в виде небольшого примордия, эллиптического в поперечном сечении (см. таблицу-вклейку, *3*, нижний примордий). Удлинение примордия сочетается с его расширением вследствие распространения меристематической активности по окружности узла в обе стороны от медианной плоскости примордия. Чем дальше от медианной плоскости примордия формируется участок его края, тем резче у него выражен перегиб поверхности (см. таблицу-вклейку, *4*, левый примордий). После такого равномерного роста наступает дифференциация примордия.

Считающаяся универсальной для листьев двудольных растений (Hagemann, 1970; Гендельс, 1988) стадия 3-лопастного зачатка в морфогенезе листа *S. spiculosus* отсутствует. Дифференциация листового примордия у этого вида выражается в усиленном продольном росте его медианного участка при ослаблении роста краевых участков (см. таблицу-вклейку, *3*, верхний примордий). Одновременно с продольным ростом медианный участок существенно утолщается и округляется в поперечном сечении (см. таблицу-вклейку, *4*, правый примордий). В результате всех этих ростовых процессов примордий подразделяется на короткий базальный желобчатый, серповидный в поперечном сечении Unterblatt и дистальный почти цилиндрический Oberblatt.

Unterblatt с четко различимыми краями и адаксиальной и абаксиальной сторонами впоследствии растет слабо и становится коротким бифациальным основанием листа (см. таблицу-вклейку, *2*). На его адаксиальной стороне, у основания развивается «бородка» длинных однорядных волосков, по-видимому защищающих апекс, слабо укрытый развивающимися листьями. Ставший унифациальным, цилиндрический Oberblatt продолжает интенсивно расти в длину, причем этот рост довольно быстро сосредоточивается в его основании, по соседству с Unterblatt. Благодаря такому длительному интеркалярному росту возникает характерная для этого вида вальковатая унифациальная пластинка листа, сидящая на коротком бифациальном основании (см. таблицу-вклейку, *2*) (см. подробнее: Тимонин, Озерова, 1993б). По мере роста листа и Unterblatt, и Oberblatt становятся толще, что, однако, никак не сказывается на их фациальности.

Развитие субунифациального листа *S. hallianus*

Субунифациальные листья этого вида развиваются очень сходно с унифациальными листьями *S. spiculosus*. Здесь также на периферии сильно уплощенного апекса образуется эллиптический в поперечном сечении листовой примордий (см. таблицу-вклейку, *9*), продольный рост которого сочетается с расширением основания (см. таблицу-вклейку, *11*). Затем примордий также дифференцируется на Unterblatt и Oberblatt (см. таблицу-вклейку, *10*, правый примордий). Развитие Unterblatt в сущности ничем не отличается от развития Unterblatt у предыдущего вида. Округляющийся Oberblatt только в дистальной своей части становится вполне круглым в поперечном сечении, где его правомерно считать унифациальным (см. таблицу-вклейку, *9*, *10*). В проксимальной части какое-то время сохраняется некоторая уплощенность адаксиальной стороны и заметен слабый перегиб поверхности Oberblatt, маркирующий границу между адаксиальной и абаксиальной сторонами (морфологический край листа). Базипетально эта граница переходит в края Unterblatt (см. таблицу-вклейку, *9*).

Позднее Oberblatt вполне округляется, но и после этого его адаксиальная сторона остается различимой с поверхности вследствие небольшого различия формы клеток адаксиальной и абаксиальной эпидермы: в адаксиальной эпидерме заметны продольные ряды клеток, тогда как клетки абаксиальной эпидермы располагаются в более или менее выраженном шахматном порядке. Еще более заметна адаксиальная сторона у высушенных, не полностью обезвоженных листьев. Такие листья при сушке сморщиваются, причем различие между клетками адаксиальной и абаксиальной эпидермы усиливается после их деформации. Поскольку продольный рост пластинки сосредоточивается в базальном участке Oberblatt, адаксиальная сторона протягивается почти по всей длине дефинитивной листовой пластинки. Однако при утолщении растущего листа прирост окружности пластинки происходит с абаксиальной стороны. Следствием этого становится уменьшение относительной ширины адаксиальной стороны, представленной в сформировавшемся листе узкой полоской.

Развитие ложнобифациального листа *S. serpens*

Как и у двух предыдущих видов, у *S. serpens* лист закладывается на периферии плоского апекса в виде эллиптического в поперечном сечении примордия (см. таблицу-вклейку, *6*, нижний примордий; *12*, нижний примордий). Он также растет продольно, одновременно расширяясь в основании. В результате примордий приобретает вогнуто-треугольную форму. Затем начинается утолщение дистальной части примордия, но только самый его кончик округляется в поперечном сечении (см. таблицу-вклейку, *7*). Остальная часть примордия остается уплощенной. Эта уплощенная часть примордия представляет собой утолщенный Oberblatt, отличающийся от значительно более тонкого полулунного в сечении Unterblatt также очертаниями поперечного сечения — эллиптическое в базальной части Oberblatt, оно переходит в круглое на его вершине. Перегиб поверхности листа, довольно резкий по краям Unterblatt, в акропетальном направлении становится все более сглаженным и, наконец, совершенно исчезает в округлившейся вершине Oberblatt (см. таблицу-вклейку, *12*, левый лист). Эта область перегиба поверхности представляет собой морфологические края Unterblatt, но она не совпадает с морфологическими краями Oberblatt. Последние заметны в виде слабой ∩-образной линии на видимой адаксиальной стороне Oberblatt (см. таблицу-вклейку, *6*), вдоль которой слегка изменяется ориентация поверхности листа и которая базальными концами сливается с краями Unterblatt. Таким образом, настоящая адаксиальная поверхность Oberblatt ограничена небольшим участком в его основании. Различие между адаксиальной и абаксиальной сторонами, как и у субунифациальных вальковатых листьев, более выражено у примордиев, деформированных вследствие недостаточного обезвоживания (см. таблицу-вклейку, *5*).

Впоследствии Unterblatt растет слабо (см. таблицу-вклейку, *8*) и притом преимущественно в толщину. Рост Oberblatt значительно более интенсивен, но, как и у вальковатых листьев, сосредоточен в его базальной части. У большинства листьев зона интеркалярного роста находится дистальнее места смыкания морфологических краев листа. В результате образующаяся листовая пластинка почти на всем протяжении унифациальна, и лишь в ее основании сохраняется небольшая истинная адаксиальная сторона (см. таблицу-вклейку, *1*, *8*). Однако у некоторых листьев зона интеркалярного роста оказывается рядом с местом смыкания морфологических краев листа, но базальнее его. Вследствие этого в ходе интеркалярного роста листовой пластинки нарастает и ее адаксиальная сторона, узкой полосой протягиваясь до самого кончика листа (см. таблицу-вклейку, *5*, *12*). Листовая пластинка в этом случае почти по всей длине субунифациальна.

Значительное утолщение листовой пластинки не нарушает ее уплощенности и даже вогнутости сверху (см. таблицу-вклейку, *1*).

Обсуждение результатов

Проведенное исследование показало, что как ложнобифациальные листья *S. serpens*, так и вальковатые листья двух других видов закладываются как вполне бифациальные примордии. Изменение их фациальности происходит позднее при дифференциации примордия на базальный (Unterblatt) и дистальный (Oberblatt) участки. Unterblatt остается неизменно бифациальным, со временем утолщается и становится очень коротким листовым основанием, выявляемым главным образом при анатомировании дефинитивного листа (Тимонин, Озерова, 1993а, б). Oberblatt начинает утолщаться уже при своем возникновении. У вальковатых листьев он округляется, становясь цилиндрическим, и приобретает унифациальную структуру по всей длине либо сохраняет адаксиальную сторону на коротком протяжении в своем основании. Поскольку листовая пластинка возникает вследствие интеркалярного роста в основании Oberblatt, она оказывается соответственно полностью унифациальной или обладает адаксиальной стороной почти по всей длине. Увеличение диаметра формирующейся листовой пластинки никак не сказывается на структуре унифациальных пластинок, но у пластинок с адаксиальной стороной этот процесс почти не затрагивает сектор под адаксиальной эпидермой, вследствие чего вальковатая пластинка приобретает субунифациальную структуру.

У ложнобифациальных листьев утолщение Oberblatt приводит к некоторому округлению его краев, но он остается явно уплощенным, за исключением самого кончика, круглого в поперечном сечении. Таким образом, уплощение исходного вальковатого листа, очевидно происходившее в ходе эволюции его в ложнобифациальный лист современного *S. serpens*, никак не проявляется в морфогенезе последнего. Это лишний раз подчеркивает ограниченность основного биогенетического закона, универсальность которого ранее уже неоднократно подвергалась сомнению (Козо-Полянский, 1937; Ёжиков, 1939; Шишкин, 1967; Gould, 1977; Лодкина, 1983, и др.). Ложнобифациальная пластинка с самого начала формируется как производное утолщенного в трансверсальной плоскости унифациального или субунифациального Oberblatt, минуя стадию цилиндрического Oberblatt.

Это обстоятельство можно рассматривать как следствие эволюционного преобразования морфогенеза листа путем временнóго смещения формирования уплощенности листовой пластинки в трансверсальной плоскости (основной особенности ложнобифациальной листовой пластинки) на более ранние стадии морфогенеза листа. Конечным этапом стали наблюдаемое в морфогенезе листа *S. serpens* выпадение стадии цилиндрического Oberblatt и соединение стадий вторично уплощенного Oberblatt и листового примордия с исходно бифациальным дистальным участком. Такое временнóе смещение стадий соответствует явлению гетерохронии в первоначальном значении этого понятия (Haeckel, 1894). В то же время раннее формирование уплощенного Oberblatt едва ли представляет собой какое-либо приспособление, и потому эту гетерохронию неправомерно отождествлять с классическим ценогенезом (Haeckel, 1894). Скорее всего, данная гетерохрония — проявление рационализации онтогенеза (Шмальгаузен, 1969) путем выпадения явно излишней стадии цилиндрического Oberblatt, разделявшей предшествующую стадию уплощенного дорсивентрального примордия и последующую стадию дорсивентрально же уплощенной листовой пластинки.

Описываемая гетерохрония привела к очень своеобразному и пока еще не замечаемому исследователями изменению проспективного значения элементов листового примордия. Так, края примордия в его дистальной части перестают быть морфологическими краями Oberblatt (и развивающейся из него листовой пластинки), разделяющими абаксиальную и адаксиальную стороны. Соответственно вся (у унифациальных листьев) или бóльшая (у субунифациальных листьев) часть адаксиальной стороны верхней части листового примордия превращается в морфологически абаксиальную сторону Oberblatt и, позднее, пластинки дифинитивного листа.

Кажется несомненным, что унифациальные листья — это видоизмененные бифациальные листья как у покрытосеменных в целом, так и у *Asteridae* в частности (Arber, 1921; Roth, 1949; Troll, 1954; Hagemann, 1970; Hickey, Wolfe, 1975; Hickey, Doyle, 1977, и др.). Однако пример ложнобифациальных листьев *S. serpens* свидетельствует о том, что небольшое изменение локализации зоны интеркалярного роста Oberblatt может приводить к реставрации адаксиальной стороны. С одной стороны, этим подтверждается ограниченность закона необратимости эволюции применительно к отдельным структурам, а не таксонам (Матвеев, 1960; Шишкин, 1967; Smirnov, 1995). С другой стороны, вовсе не обязательно читать сравнительно-морфологический ряд во всех случаях только от бифациальных листьев в сторону унифациальных листьев. Не исключено, что в некоторых таксонах бифациальные листья производны от унифциальных.

Благодарности

Мы глубоко признательны всем сотрудникам Лаборатории электронной микроскопии Биологического факультета Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова, создавшим самые благоприятные условия для нашего исследования и неизменно доброжелательно оказывавшим необходимую помощь по ходу работы.

Исследование частично поддержано Федеральным агентством по науке и инновациям (Роснаука), государственный контракт № 02.452.11.7003.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гендельс Т. В. Формирование листьев древесных двудольных // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 4. С. 553—562.

Ёжиков И. И. Соотношение онтогенеза и филогенеза // Успехи соврем. биол. 1939. Т. 11. № 2. С. 215—239.

Козо-Полянский Б. М. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. Воронеж, 1937. 256 с.

Лодкина М. М. Черты морфологической эволюции растений, обусловленные спецификой их онтогенеза // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44. № 2. С. 239—253.

Матвеев Б. С. Факторы, определяющие изменение онтогенеза в эволюции // Архив анатом., гистол. и эмбриол. 1960. Т. 38. Вып. 3. С. 3—16.

Тимонин А. К., Озерова Л. В. О ложнобифациальных листьях *Senecio serpens* // Бюл. Гл. бот. сада. 1993а. Вып. 168. С. 72—77.

Тимонин А. К., Озерова Л. В. Строение, происхождение и эволюция вальковатых листьев в секции *Rowleyanii* C. Jeffrey рода *Senecio* L. (*Asteraceae*) // Изв. РАН. Биол. серия. 1993б. № 3. С. 393—401.

Шишкин М. А. Пределы необратимости эволюции // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1967. Т. 72. № 4. С. 151—152.

Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Изд. 2. Л., 1969. 496 с.

Arber A. The leaf structure of the *Iridaceae*, considered in relation to the Phyllode Theory // Ann. Bot. 1921. Vol. 35. N 139. P. 301—336.

Goebel K. Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Jena, 1898—1901. Bd 18. 840 S.

Gould S. Ontogeny and phylogeny. Cambridge, 1977. 501 p.

Haeckel E. Systematische Phylogenie. Entwurf eines natürliches Systems der Organismen auf Grund ihrer Stammesgeschichte. 1. Teil. Systematische Phylogenie der Protisten und Pflanzen. Berlin, 1894. 400 S.

Hagemann W. Studien zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermenblätter, ein Beitrag zur Klarung ihres Gestaltungsprinzips // Bot. Jahrb. Syst., Pflanzengesch. Pflanzengeogr. 1970. Bd 90. Hf 3. S. 297—413.

Hickey L. J., Doyle J. A. Early Cretaceous fossil evidence for angiosperm evolution // Bot. Rev. 1977. Vol. 43. N 1. P. 3—104.

Hickey L. J., Wolfe J. A. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morphology // Ann. Miss. Bot. Gard. 1975. Vol. 62. N 3. P. 538—589.

Hillson Ch. J. Leaf development in *Senecio rowleyanus* (*Compositae*) // Amer. J. Bot. 1979. Vol. 66. N 1. P. 59—63.

Roth I. Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes, mit besonderer Berücksichtigung von Stipular- und Ligularbildungen // Planta. 1949. Bd 37. Hf 3. S. 299—336.

Smirnov S. V. Extra bones in the *Pelobates* skull as evidence of the paedomorphic origin in the anurans // Журн. общ. биол. 1995. Т. 56. № 3. С. 317—328.

Troll W. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Ein Hilfsbuch für den botanischen Unterricht und für das Selbststudium. 1. Teil. Der vegetative Aufbau. Jena, 1954. 258 S.

Troll W., Meyer H.-J. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Zustandekommen unifazialer Blattstrukturen // Planta. 1955. Bd 40. Hf 3. S. 286—360.

SUMMARY

Pseudo-bifacial leaves of *S. serpens* have most likely evolved from terete leaves. The stage of cylindrical unifacial leaves/subunifacial Oberblatt which is typical of the terete leaves is completely omitted in developmental pathway of the pseudo-bifacial leaves, however. Then, such leaves directly run from dorsiventrally flattened bifacial primordium to dorsiventrally flattened Oberblatt, the latter giving rise to unifacial to subunifacial dorsiventrally flattened leaf blade. This deviation from the developmental sequence as ordered by the Haeckelian «biogenetical law» can be a heterochrony caused by «ontogeny rationalization» as conceptualized by Schmalhausen. The slightest difference in localization of the intercalary growing in Oberblatt results in either unifacial or subunifacial pseudo-bifacial leaf blade. Therefore, the bifacial to unifacial leaf evolution may be reversible at least in some taxa.

УДК 584.526.35 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 5

© **В. В. Панов**

БОЛОТНЫЕ ФОРМЫ *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*)

V. V. PANOV. MIRE FORMS OF *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*)

Тверской государственный технический университет
E-mail: vvpanov@tvcom.ru
Поступила 22.03.2005
Окончательный вариант получен 22.05.2006

Рассматриваются экологические формы *Pinus sylvestris* — сосны обыкновенной, растущей на болоте. Выяснено влияние сфагнового покрова на развитие подземной части ствола сосны. Особую роль в формировании болотной сосны играет способность сфагновых мхов к механическому перемещению. В результате их воздействия возникает система изгибов ствола сосны, определяющая развитие ее формы. Поэтому целесообразно описывать форму сосны как систему, в которой механической точкой симметрии определенное время является область ствола, расположенная между его наземной и подземной частью. Взаимосвязь развития сфагнового покрова с формированием древостоя позволяет предложить классификацию экологических форм болотной сосны.

Ключевые слова: болотная сосна, морфология, экологическая форма, классификация.

Болотные формы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) традиционно определяются обликом кроны и ствола. В практике описания болотной растительности приняты следующие формы зрелой сосны: f. *uliginosa*, f. *litwinowii*, f. *willkommii*, f. *pumila* (Тюремнов, 1949).

Сосна (*Pinus sylvestris*) f. *uliginosa* достигает высоты 15 м. Отличается кроной в виде уплощенного снизу эллипса или купола (Аболин, 1915). К ней близка f. *lapponica* (var. *umbellifera*), т. е. сосна-зонтик (Козубов, 1962). Формы f. *litwinowii* и f. *willkommii* выделены В. Н. Сукачевым (1973) в основном по материалам работы C. Weber (Couwenberg, Joosten, 2002), опубликованной в 1902 г. Первая имеет форму кроны в виде вертикально вытянутого эллипса с оголенным снизу стволом, а вторая — в виде пирамиды без оголенного ствола. Высота обеих форм до 5—7 м (Couwenberg, Joosten, 2002). Причиной их различия называют световой режим (Аболин, 1915) или возраст (Лешок, Дыренков, 1986). Кроме названных, В. Н. Сукачев (1973) выделил форму с коленообразным стволом — f. *sphagnicola*. Дополнительно ее отличает выраженное закручивание или спиралевидность ветвей. В западноевропейской традиции чаще всего определяется только одна форма болотной сосны — f. *turfosa*.

При описании форм сосны редко указывается возраст дерева как признак их сравнения, но по описаниям указанных авторов можно предположить, что преимущественно речь идет о «взрослых» особях или «сформированных», имеющих выраженную тенденцию образования формы. Поэтому допустимо использовать совокупность сосен разного возраста и близкой морфологии при выяснении механизма их формирования. Кроме того, морфология «болотной» сосны связана в большей степени с интенсивностью влияния факторов, а не временем их действия. Одна и та же ясно выраженная форма сосен, растущих в непосредственной близости на болоте, часто имеет разный возраст.

Незначительная величина ствола, иногда полностью погребенного в торфе, является принципиальным отличием f. *pumila*, которая представляет ряд форм, отличающихся величиной ствола от нескольких см до 2 м (включая наземную и подземную части) и характером ветвления (Аболин, 1915; Иванов, 1953). Число ветвей, возвышающихся над моховым покровом, у них меняется от нескольких десятков до 3—4 штук, в основном обратнопропорционально величине ствола. Иногда над поверхностью мохового покрова возвышаются только части ветвей. При этом возраст сосны может достигать 60—75 лет.

На прибалтийских олиготрофных болотах кроме форм *uliginosa*, *litwinowii*, *willkommii* (соответственно *a*, *b*, *c*) по характеру ветвления выделены еще 4 болотные формы *Pinus sylvestris* (Roosoluste, 1982[1]). Форма *g* (кустарник) имеет ствол в виде разомкнутого обруча и соответствует «змеевидной» сосне (Елина, 1987). Она часто растет параллельно поверхности сфагнового покрова. Характерная особенность форм *d*, *e*, *f* заключается в утрате деревом моноподиального ветвления — отмиранию верхушечного побега и доминированию боковых ветвей (соответственно одной, двух и трех).

Наиболее важным признаком различия форм болотной сосны признается величина их ствола, что связывается с возрастом (Солоневич, 1959), скоростью роста сфагнового покрова (Юрьев, 1911; Аболин, 1915; Сукачев, 1973; Couwenberg, Joosten, 2002), гидрологическим режимом — застойностью болотных вод или низким содержанием в воде кислорода (Лопатин, 1947; Берг, 1948; Иванов, 1953; Романова, 1980), глубиной и строением торфяной залежи (Кобранов, 1912; Лисс, Волкова, 1999), плотностью субстрата (Гетманов, 1955).

На генетическом уровне различий между соснами, растущими на болоте и суходоле, не установлено (Сенельникова, Муратова, 2001), хотя отмечено удлинение срока прорастания семян болотной сосны по сравнению с суходольной, но при их большей всхожести (Кобранов, 1912). Кроме того, близость форм болотных, скальных (Ниценко, 1951) и дюнных сосен (Кобранов, 1912; Алеев, 1986) свидетельствует о том, что механизм их образования связан с однообразным механическим действием внешних факторов, которое выражается в наклоне ствола сосны.

По И. Г. Серебрякову (1962), развитие кроны *Pinus sylvestris* в условиях суходольных почв проходит следующий ряд: веретеновидная, конусовидная, куполообразная, плосковершинная. Последние две особенно характеризуются симподиальностью и укрупнением ветвей внутри кроны, а также гибелью более слабых ветвей. На основании существующих описаний болотной сосны можно сделать предполо-

---

[1] Работа выполнена под руководством проф. В. В. Мазинга.

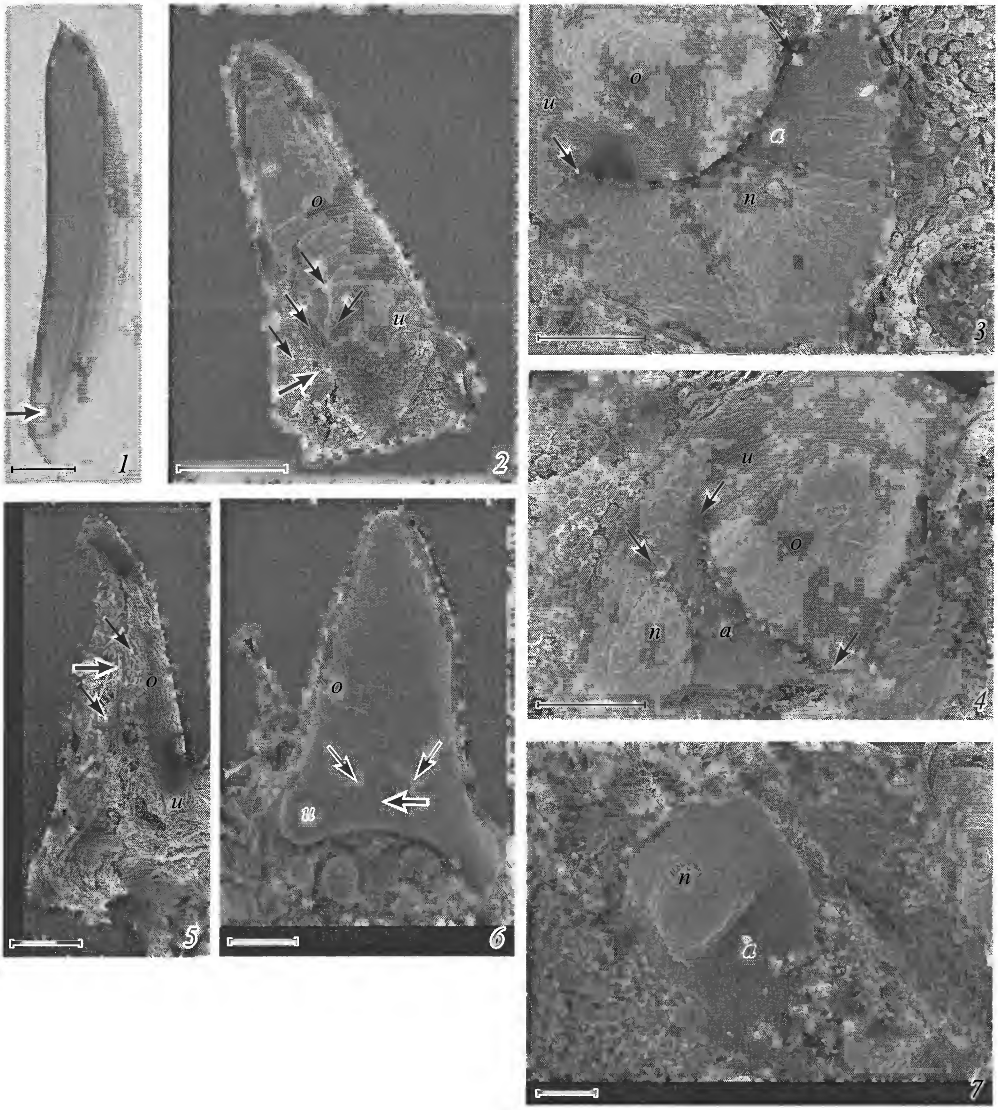


Таблица. Листья *Senecio serpens* (*1*, *5—8*, *12*), *S. spiculosus* (*2—4*) и *S. hallianus* (*9—11*) на разных стадиях развития.

1 — дефинитивный лист в косоадаксиальном положении; *2* — лист на стадии начала интеркалярного роста; *3* — апекс с двумя самыми молодыми листовыми примордиями, более взрослый дифференцировался на Unter- и Oberblatt; *4* — апекс с двумя примордиями на более поздней стадии, чем примордии на фрагменте *3*; *5* — не полностью обезвоженный субунифациальный лист на стадии начала интеркалярного роста; *6* — лист с дифференцировавшимися дефинитивными краями; *7* — апекс с листовым примордием, приступившим к продольному росту; *8* — внутренние унифациальные листья терминальной почки; *9* — внутренняя часть терминальной почки на стадии заложения листового примордия; *10* — апекс с двумя листовыми примордиями, правый из которых дифференцировался на Unter- и Oberblatt; *11* — апекс с двумя недифференцированными листовыми примордиями; *12* — внутренняя часть терминальной почки, правый лист субунифациальный, на стадии начала интеркалярного роста. *а* — апекс, *п* — листовой примордий, *т* — трихомы, *о* — Oberblatt, *и* — Unterblatt; простая стрелка указывает адаксиальную сторону, двойная стрелка указывает края листового примордия. Масштабные линейки: *1* — 1 см; *2* — 120 мкм; *3* — 60 мкм; *4*, *11* — 80 мкм; *5*, *6*, *8*, *12* — 300 мкм; *7*, *9* — 100 мкм; *10* — 150 мкм.

К с. 643

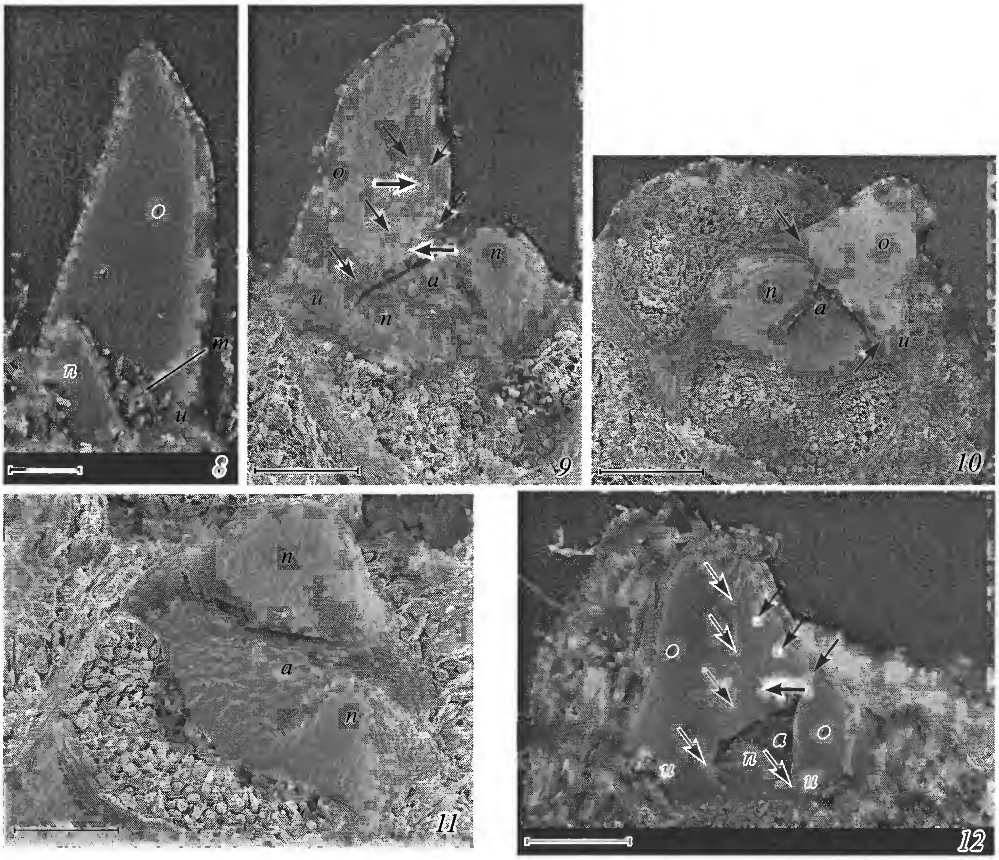


Таблица. (*Продолжение*).

жение, что у болотных форм *Pinus sylvestris* в различной степени проявляется подобный ряд развития кроны.

Исследование структурной организации сосны, растущей на минеральных субстратах, показало, что форму крон можно объяснить функциональной дифференциацией ветвей, как отражения конкуренции за количество солнечной радиации, а также типом их роста и скоростью роста ствола (Антонова, Тертерян, 2000).

Важно знать, насколько формы болотной сосны устойчивы. По данным Н. П. Кобранова (1912), болотные сосны (по описанию ff. *uliginosa* и *litwinowii*) после осушения увеличили свою высоту с 7.47 до 26.3 м за 50 лет, достигнув возраста 115 лет. Благоприятным фактором этого процесса называется небольшая мощность торфяных отложений. При ее увеличении эффект осушения резко снижается. Влияние изгибов ствола на рост сосны отметил М. Е. Ткаченко (1955). После осушения те из сосен, которые имели нормальные прямые стволы, проявили интенсивный прирост вверх. Наоборот, сосны с закрученными в верхней части стволами изменились незначительно. Факт хорошего развития f. *willkommii* после осушения упоминается у В. Н. Сукачева (1973).

Кроме оценки кроны болотной сосны достаточно детально описаны их корневые системы (Сукачев, 1906; Ларгин, 1953; Вомперский, 1959, 1969; Солоневич, 1962; Лешок, Дыренков, 1986).[2] Предложены классификации по их форме и размерам, а также по форме поперечного сечения лап. Однако практически формы крон болотной сосны слабо увязаны с формой их корневых систем.

Материал и методика

Значительная часть ствола сосны, растущей на болоте, находится в торфе ниже поверхности мохового покрова. В принципе чем меньше высота сформированной сосны, тем бóльшая часть ее ствола погребена в торфе. В связи с этим задача данной работы — выяснить влияние сфагнового покрова на развитие подземной части ствола, которая является областью непосредственных взаимоотношений дерева со сфагновым покровом. Поэтому целесообразно рассматривать экологические формы сосны как целостные системы, в которых механической точкой симметрии определенное время является граница между наземными и подземными частями их стволов, а не корневая шейка. Пространственно-временнóе развитие частей сосны отражает единую механическую систему.

К особенностям выполнения работы можно отнести: 1) при описании сосен делались многочисленные с небольшими интервалами спилы и надрезы на стволе и ветвях; 2) исходя из принципа универсальности механизма формирования болотной сосны по разным причинам, единовременно исследовались десятки деревьев и кустарников разного возраста и морфологии, что позволило проверить аналогичное развитие у разных сосен, составленных в один морфологический ряд; 3) особое внимание уделялось визуальной оценке воздействия мохового покрова на сосны разного возраста.

Описания форм сосен выполнялись на верховых болотах южнотаежной подзоны и подтаежной зоны Тверской обл. с 1988 по 2004 г. и подтверждены работами в Среднем Приобье и Карелии.

---

[2] В указанных работах представлены рисунки и фотографии корневых систем с нижней частью ствола, поэтому в дальнейшем при пояснении вопросов о размерах и морфологии корневых систем графические пояснения не приводятся.

Результаты и обсуждение

Сфагновая дернина способна к горизонтальному перемещению (Панов, 1991, 2006), которое выражается наползанием одной дернины на другую или на голую торфяную поверхность (Антипин, Лопатин, 1989). По длине и толщине ствол молодой сосны сопоставим с размером сфагновой дернины и искривляется под воздействием ее ежегодного выполаживания и уплотнения. В результате ствол молодой сосны приобретает изгиб или систему изгибов, возникающую в течение ряда лет (рис. 1, верхняя часть).

По мнению Н. П. Кобранова (1912), такие изгибы являются результатом колебания влажности и объема субстрата, ведущего к выдавливанию корней молодой сосны и наклону ее ствола. Однако эти наблюдения выполнены в искусственных посадках на осушенном торфянике, а на естественном болоте колебания субстрата происходят вместе с укоренившейся в нем молодой сосной.

Всходы сосны на болоте распределены равномерно по его поверхности, но по мере роста сосны и сфагнового покрова проявляется характер их взаимодействия. В мочажинах или понижениях микрорельефа молодые особи сосны погибают, а на

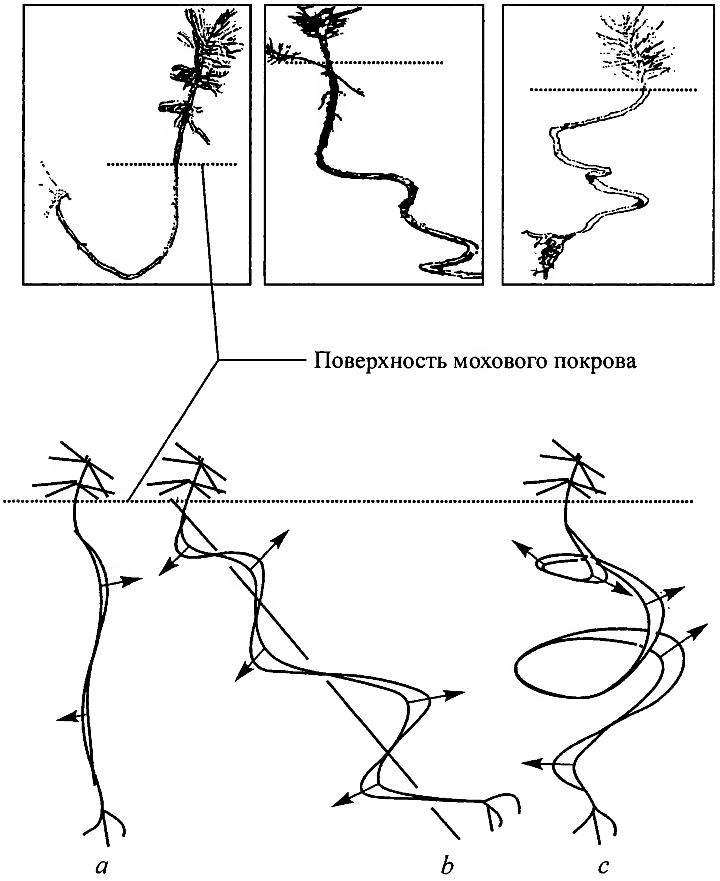


Рис. 1. Формы ствола молодой сосны.

a — прямостоячая, *b* — ступенчатая, *c* — спиралевидная; стрелки — направления изгиба ствола под давлением нарастающей массы дернины.

повышениях сохраняются. И чем благоприятнее условия жизни — ярче выражен дренаж поверхности, тем большего размера достигает дерево.

По положению стеблей мха выделяем следующие типы строения сфагновых дернин: вертикальную, наклонную и волнистую, соответственно характерные для повышений микрорельефа, его средней части и понижений (Панов, 2006). Соответственно выделяем формы подземной части ствола сосны: прямостоячую, ступенчатую и спиралевидную (рис. 1, нижняя часть).

Сфагновая дернина, воздействуя на ствол молодой сосны, одновременно выполняет для него опорную функцию. Нарастание мха и торфа постепенно приводят к тому, что вокруг погребенной под их слоем подземной части ствола образуется сравнительно плотная среда, способная удерживать ствол в вертикальном направлении. Чем интенсивнее нарастает сфагновый покров, тем быстрее повышается уровень болотных вод, снижается прирост сосны и тем хуже развита ее корневая система (Юрьев, 1911; Вомперский, 1969, и др.) из-за недостаточного механического напряжения в тканях (Тимирязев, 1949).

Вместе с тем, являясь опорой, сфагновая дернина при уплотнении наклоняет ствол молодой сосны (с увеличением возраста сосны этот процесс выражен слабее), нарушая отрицательный геотропизм. Нижняя часть наклоненного ствола интенсивно растет. Возникает асимметричная упругость ствола. По мере накопления массы и уплотнения сфагновой дернины увеличивается воздействие на подземную часть ствола сосны. Асимметрично упругий ствол естественным образом отклоняется в сторону (рис. 1 — отклонение показано стрелкой).

В соответствии со складывающейся линией упругости ствола следующий годичный побег сосны отклоняется в противоположную сторону по отношению к прошлогоднему изгибу. В результате возникает форма, напоминающая разогнутую спираль (рис. 1, *b*). В случае многократного ежегодного изменения направления роста дернины подземная часть ствола приобретает спиральную форму (рис. 1, *c*).

Встречаются левые и правые формы систем изгибов ствола. Это зависит от направления первого изгиба, начиная с искривления гипокотиля (Серебряков, 1962). Вероятно, выгибание гипокотиля является выражением право-левых свойств живых организмов, открытых Л. Пастером (О симметрии..., 1971; Касинов, 1973; Хохрин и др., 1974).

Чаще встречается форма подземной части ствола в виде разогнутой спирали. При этом асимметричный радиальный прирост, вызванный нарушением отрицательного геотропизма, не имеет вращения вокруг центральной продольной оси ствола и постоянно находится на внешней стороне спирали. При описании совокупности последовательных спилов нетрудно заметить закономерное смещение траектории асимметричного прироста (рис. 2, *a*).

Продолжающееся уплотнение очесного слоя, с одной стороны, и возрастание упругости ствола, с другой, по мере роста сосны изменяет положение подземной части ствола. Это выражается в смещении асимметричного прироста тканей ствола по траектории *k* (рис. 2, *b*) — признак, присутствующий у всех сосен с искривленным стволом и легко определяющийся по спилам.

К моменту достижения достаточной прочности ствола по мере его роста или в случае замедления горизонтального движения сфагнового покрова его воздействие на вертикально растущий ствол уменьшается. Однако к этому моменту уже сформирована подземная часть ствола.

Так как сфагновый покров и очес выполняют в определенной степени функцию опоры, место максимальной толщины ствола будет расположено выше корневой шейки дерева (геотропический центр симметрии дерева). В нормальных условиях

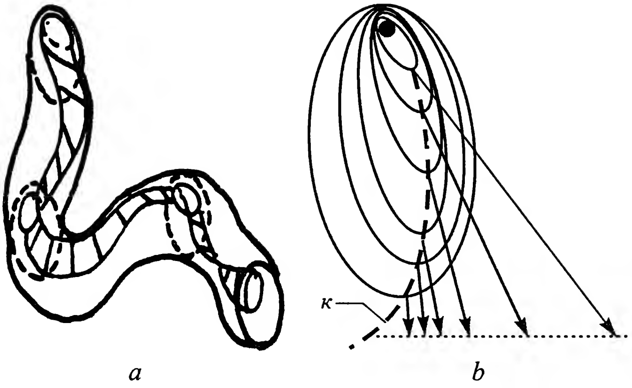


Рис. 2. Развитие асимметричного прироста.

а — колебания прироста на внешней стороне ствола, *b* — смещение радиального увеличенного прироста (стрелка — его направление; *к* — траектория смещения).

она является самым расширенным местом ствола, но в данном случае максимально расширенная часть ствола в нижней зоне вертикального ствола. Это связано с тем, что месту максимального напряжения тканей дерева соответствует максимальный рост этих тканей (Тимирязев, 1949).

По мере роста максимальное утолщение ствола сдвигается в направлении корневой шейки дерева — наблюдается выпрямление верхнего участка подземной части ствола. Дополним правило выпрямления изгибов Баранецкого (Серебряков, 1962) — всякий изгиб ствола служит основой для попеременных поперечных колебаний роста ствола пока не исчезнет или не изменится изгиб. В результате система механического напряжения дерева в целом становится симметричной.

У болотной сосны, растущей на механически слабом грунте, процесс выпрямления ствола приобретает признак саморазвития — изменение существующего изгиба ствола ведет к появлению на нем новых изгибов. Вертикально растущий ствол в соответствии с системой изгибов его подземной части систематически наклоняется, что приводит к асимметричному приросту тканей ствола и возникновению системы его изгибов, соответствующей изменению формы подземной части ствола. Это подтверждается тем, что на границе наземной и подземной частей ствола с внутренней стороны возникают поперечные складки коры. С уменьшением угла изгиба растут величина и концентрация складок. Часто поперечные складки встречаются ниже верхнего изгиба, что также связано с изменением пространственного положения уже сформированных частей ствола.

Характер линии упругости подземной части ствола влияет на характер развития вышерасположенных участков дерева, наклоняя ствол по мере выпрямления или «поднятия» подземной части ствола в вертикальное положение. Поэтому развитие форм болотных сосен можно сравнить с куклой «неваляшкой», колеблющейся и наклоняющейся по мере роста относительно сфагнового очеса и торфообразующего материала. С увеличением массы ствола опорная функция его подземной части уменьшается и постепенно «возвращается» к корневой системе. Медленное недостаточное развитие опорной функции корней будет по-прежнему сдерживать вертикальный прирост дерева. Часто сосна так и остается невысокой или «карликовой».

При постепенном смещении вниз области максимального радиального прироста ствола происходит смещение вниз асимметричного прироста ствола (рис. 3 —

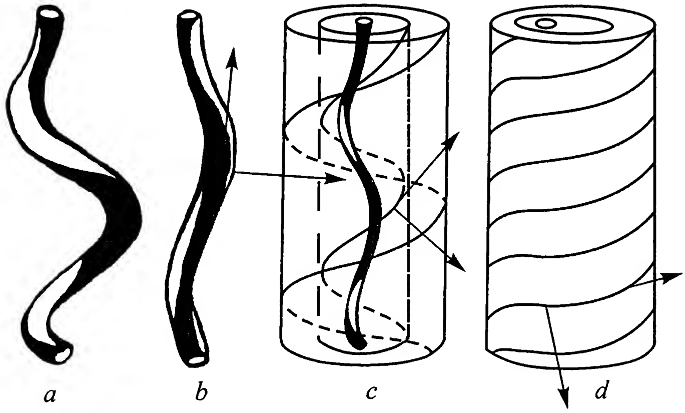


Рис. 3. Схема развития ствола.

a — развитие асимметричного прироста по спирали, *b* — колебание асимметричного прироста с одной стороны ствола, *c* — смещение асимметричного прироста вниз, *d* — окончательное развитие ствола.

стрелки показывают направление и вращение смещения). Это связано с тем, что спиралевидная система изгибов ствола вызывает условно бесконечное восстановление отрицательного геотропизма. Конечный итог этого смещения ярко выражен у сухих сосен в виде параллельных косых трещин на стволах (рис. 3, *d*). В некоторых случаях из-за характера формы подземной части ствола наблюдается одностороннее колебание асимметричного прироста относительно вертикальной оси ствола (рис. 3, *b*).

Закрученные формы и колебание асимметричного прироста наблюдаются также у корней. Направление первого изгиба корня связано с направлением первого изгиба ствола. Закручивание ствола и корня симметрично и противоположно относительно корневой шейки. Кроме того, в работах Ларгина (1953), Вомперского (1959), Солоневич (1962) отмечалось явление отрицательного геотропизма корней. В том числе различаются постепенное выражение отрицательного геотропизма корней и резкое — от корневой шейки вверх.

Чтобы корень рос в длину, ему необходима определенная плотность среды, которая выполняла бы функцию внешнего давления подобно коре ствола (Тимирязев, 1949). В случае изоморфной среды (например, торфообразующий материал с влажностью более 96 %) давление со всех сторон на поверхность корня практически одинаковое. Опорная функция корня уменьшается, его рост замедляется, а развитие ствола начинает влиять на его морфологию.

Первоначальное искривление, вызванное проявлением право-левых свойств живых организмов (Касинов, 1973), и асимметричная упругость тканей приводят к тому, что корень начинает развиваться по форме, близкой к разогнутой спирали. Это можно рассматривать как результат «поиска» неоднородностей среды, необходимых для нормального развития корня. При этом корень растет не вверх, а вдоль границы недостаточно плотной среды или уровня воды в торфе. Постепенно с торфонакоплением происходит поднятие уровня грунтовой воды в болоте, что вызывает отрицательный геотропизм у корней. В целом колебание уровня грунтовых вод влияет на формирование корневой системы подобно влиянию сфагнового покрова на морфологию ствола.

Усиление опорных функций корней по мере роста сосны вызывает его прогрессивное утолщение у корневой шейки. Возникнет их сбежистость. Кроме того, пос-

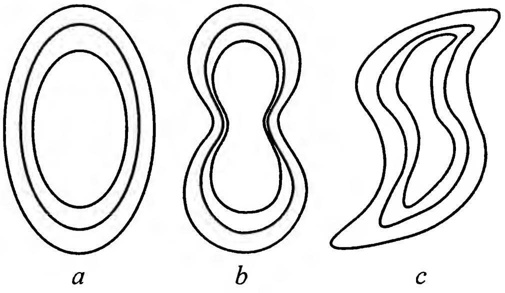


Рис. 4. Поперечные формы корней.

a — овальная, *b* — двутавровая, *c* — лопастная.

ле лесомелиоративного осушения болот образуется форма корней, установленная С. Э. Вомперским (1959), — двутавровая (рис. 4, *b*), которая, по его мнению, является вариантом развития овальной формы (рис. 4, *a*). Сбежистость вблизи корневой шейки и форма, постепенно возникающая с отрицательным геотропизмом корней (Солоневич, 1962), — результат подтопления корневой системы в позднем возрасте. В другом случае корни тонкие, резко направленные вверх от корневой шейки (Вомперский, 1969). Это указывает на то, что плотность среды с самого начала была недостаточной.

Кроме овальной формы корней болотной сосны и двутавровой (Вомперский, 1959, 1969) существует еще лопастная (рис. 4, *c*). Лопастная форма наблюдается при значительной разнице в размерах ствола и корня. Это можно объяснить тем, что большой диаметр ствола и интенсивное закручивание его тканей в сравнении с корнем приводят к тому, что колебания или изгибы асимметричного прироста ствола, ориентированные в противоположную сторону по отношению к колебаниям асимметричного прироста корней (рис. 5, *a*), сказываются на корнях. Возникает полярное закручивание тканей относительно оси корня (рис. 5, *b*). Двутавровая и овальная формы образуются соответственно при меньшей разнице размеров ствола и корня.

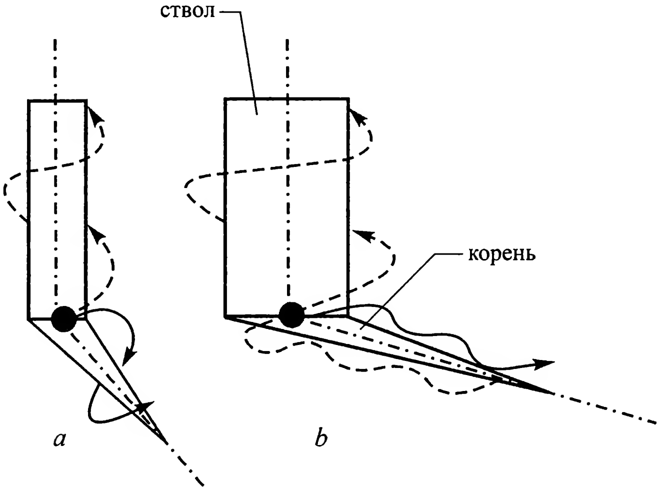


Рис. 5. Схема вращения тканей дерева.

a — при симметричном развитии ствола и корня, *b* — то же при несимметричном развитии; стрелка: пунктирная — направление вращения тканей ствола; сплошная — корня.

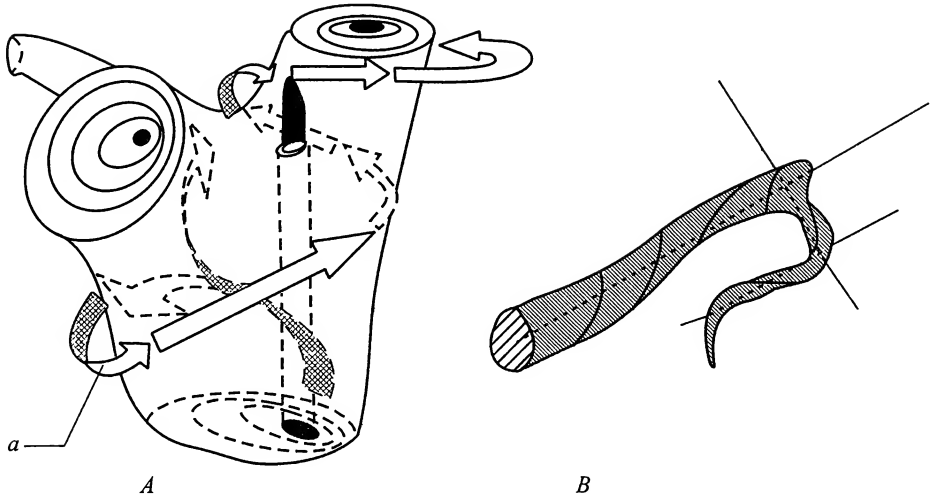


Рис. 6. Схема развития ветвей при отмирании верхушечного побега в результате асимметричного прироста внешних тканей.

а — направление вращения тканей ствола, *А* — развитие внешних тканей относительно мутовки на стволе, *В* — то же на ветви.

Чем больше искривление ствола, тем интенсивнее закручивание его наружных тканей. При резком изменении направления роста верхушечного участка ствола он в некоторых случаях становится «несогласным» по ориентации к углу вращения внешних тканей (рис. 6, *А*), т. е. следует допустить, что линия упругости ствола «выполняет» функцию отбора побегов мутовки, включая верхушечный побег. При возникновении «несогласного» участка ствола может произойти перенос асимметрично нарастающего материала на боковую ветвь междоузлия, в большей степени совпадающую по направлению с линией упругости ствола. Также развивается перенос вращения тканей на ветви (рис. 6, *В*). Часто происходит симметричное по форме развитие двух или трех боковых ветвей. Одна ветвь «копирует» другую (рис. 7, *а*).

Оставшийся верхушечный побег ствола или ветви, в последующем отмирающий, может быть от нескольких сантиметров до 1.5 м. Считается, что отмирание верхушечного побега происходит по внешним причинам, подробно рассмотренным в работе Лешок и Дыренкова (1986). Но объяснить развитие форм сосны, рас-

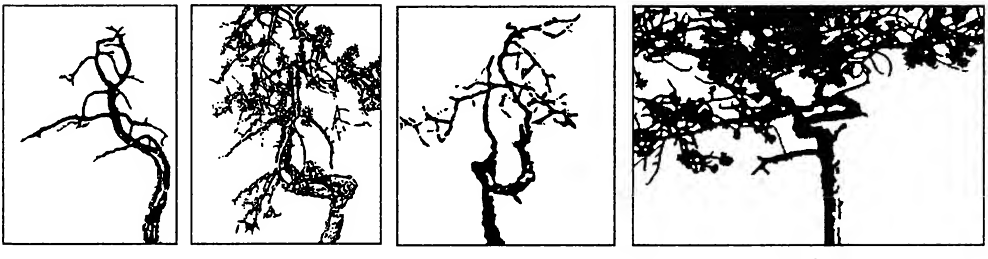


Рис. 7. Формы сосен.

а — с симметричным развитием боковых ветвей, *b* — низкоколенная с одной доминирующей боковой ветвью, *c* — со спиралевидной формой ствола, *d* — в виде змеевика.

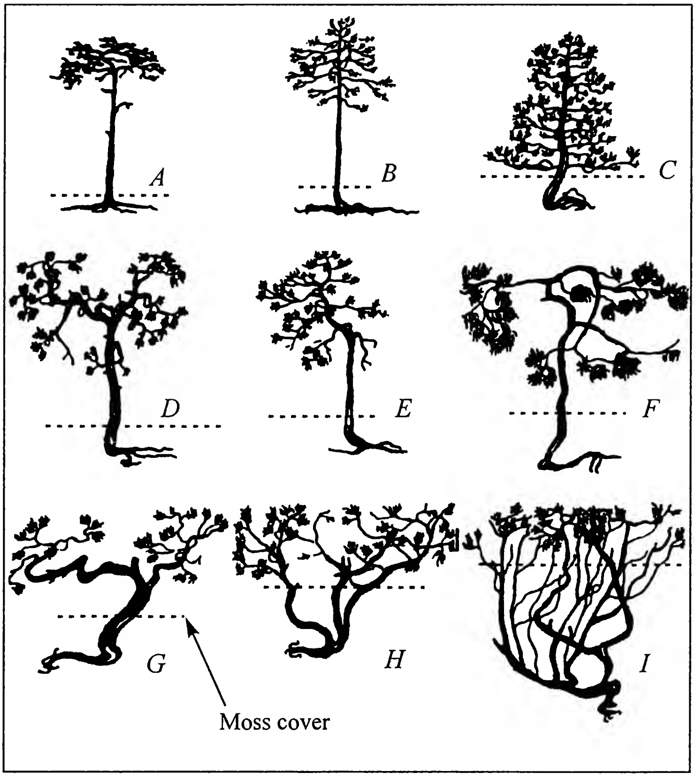


Рис. 8. Экологический ряд болотных форм *Pinus sylvestris* (масштаб условный).

тущей на болоте, только внешними статическими причинами без учета ее саморазвития недостаточно.

Отмирание верхушечной части ствола у болотной сосны совпадает с интенсификацией закручивания боковых ветвей. Возникают формы, подобные колену (рис. 7, *b*) или спирали (рис. 7, *c*). При неоднократном переносе асимметричного прироста на ближайшее разветвление уже боковой ветви может складываться форма змеевика (рис. 7, *d*). Верхушечная часть побега изгибается под воздействием асимметричной упругости растущего ствола или ветвей. По мере утолщения ствола закручивание тканей ствола и изгибание верхушечного побега интенсифицируются. При переносе вращения тканей ствола на боковую ветвь интенсивность вращения тканей ветви увеличивается с преобладанием диаметра ствола над диаметром ветви. Таким образом, малый прирост ветви в длину и интенсивное вращение тканей ветви влияют на направление ее роста и определяют разницу форм болотной сосны (рис. 8). В целом если развитие сфагнового покрова за время жизни сосны не испытало катастрофического изменения уровня воды, то момент наступления симподиального ветвления болотной сосны определяется только степенью влияния сфагнового покрова.

Если при изучении динамики болот предлагается использовать классификацию форм болотной сосны по форме верхушек (Roosoluste, 1982), то ее необходимо дополнить характерными для болотных сосен формами корней (пней). Форма корневых систем меняется от *A* до *I* соответственно от симметричной до асимметричной с нарастанием степени потери опорной функции. Для наглядности предпочтение отдано натурным или известным рисункам. Таким образом, форме *A* (рис. 8, рис. по: Тюремнов, 1949) соответствует форма *uliginosa*, форме *B* (рис. по: Сукачев, 1973) соответствует форма *litwinowii*. Форме *C* (рис. по: Сукачев, 1973) соответствует форма *willkommii* (в последнем случае — ориентировочно). Ветви дерева в частях интенсивного прироста ствола развиваются более мощными и долголетними. В обратном случае — тонкими и частыми, рано отмирающими.

Время очищения болотной сосны от ветвей является важным признаком формы сосны. По В. Н. Сукачеву (1973), это главное отличие форм *litwinowii* от *willkommii*, а по работам Лешок, Дыренкова (1986), Солоневич (1962) этот признак возрастной. Форма *willkommii* рассматривается в таком случае как промежуточная. Из описаний в статье Сукачева (1973) выделяем следующие габитусы формы *willkommii*: цилиндрический, конусовидный, куполовидный и шарообразный. При условии соответствия прироста ствола и развития ветвей следует, что этот ряд выражает разные темпы прироста ствола.

Вращение тканей ствола приводит к усилению одних ветвей и гибели других. Асимметричный прирост ствола создает дифференциацию ветвей в одном междоузлии. Со стороны более толстого прироста формируется более мощная ветвь. Вращение тканей ствола приводит к прореживанию ветвей. Перечисленные габитусы крон f. *willkommii* дают основание считать, что вращения тканей их ствола не наблюдается. В работе Ларгина (1953) одна из моделей сосны соответствует f. *willkommii*. Вместе с габитусом кроны в ней дается описание корневой системы и подземной части ствола, из которого следует, что сдерживание прироста f. *willkommii* — это результат отсутствия развития подземной части ствола. Это, в свою очередь, зависит от недостаточной плотности деятельного горизонта. Поэтому место в классификации f. *willkommii* следует связать с совокупностью всех форм сосен, расположенных на конкретном участке болота. В одном случае f. *willkommii* может быть подростом f. *litwinowii* (Лешок, Дыренков, 1986), в другом — может перейти в f. *pumila*, в следующем случае останется f. *willkommii*. Последняя соответствует форме *C* (Roosoluste, 1982).

Форме *D* (Roosoluste, 1982) соответствует форма с симметричным развитием боковых ветвей при отмирании верхушки ствола. Формам *E* и *F* соответствуют формы сосны с асимметричным развитием боковых ветвей. В зависимости от интенсивности вращения тканей ветвей основная ветвь соответственно направлена вверх и вниз. Форме *G* (рис. по: Сукачев, 1973) будут соответствовать формы «змеевидная» (Елина, 1987) и f. *sphagnicola* (Сукачев, 1973). Формы *E* и *F* можно назвать высококоленными по отношению к форме *G*, которую отличает низкое положение колена. Кроме того, они отличаются тем, что у высококоленных форм — меньшая величина подземной части ствола, а у низкоколенных форм имеется значительная разница между толщиной колена и остальной частью ствола. Предлагаемые дополнительно формы *H* (рис. по: Иванов, 1953) и *I* (рис. по: Кац, 1941) соответственно близки первому типу f. *pumila* и второму типу f. *pumila* (по материалам работы Р. И. Аболина, 1915).

Выводы

Из вышеизложенного следует, что незначительный прирост и часто прогрессивное развитие процесса вращения тканей дерева относительно оси ствола и корня являются основными признаками, характеризующими болотную сосну. У сосны, растущей на механически устойчивой почве, в большинстве случаев этот процесс сдерживается и наблюдается в конце жизни. Близость болотных, скальных и дюнных форм сосны подтверждает особую роль механических свойств субстрата и симметрии системы механического напряжения тканей дерева перед остальными факторами в процессе формирования сосны. Действие песка и мха на сосну, ограниченное укоренение на скальной поверхности приводят к одному — наклону ствола сосны. В результате образуется система изгибов ствола сосны, предопределяющая дальнейшее развитие ее формы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аболин Р. И. Болотные формы *Pinus sylvestis* L. // Тр. Бот. музея Рос. акад. наук. 1915. Вып. XIV. С. 62—81.

Алеев Ю. Г. Экоморфология. Киев, 1986. 423 с.

Антипин В. К., Лопатин В. Д. Динамика сфагновых ценопопуляций южно-карельских аапа болот // Структура и развитие болотных экосистем и реконструкция палеографических условий: Тез. докл. Таллинн, 1989. С. 12—14.

Антонова И. С., Тертерян Р. А. К вопросу о структурной организации кроны *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 1. С. 109—123.

Берг Л. С. Причины безлесья болот // Изв. ВГО. 1948. Вып. 3. С. 273.

Вомперский С. Э. Особенности строения корневых систем *Pinus sylvestris* на осушенных торфяных почвах // Бот. журн. 1959. № 11. С. 79—87.

Вомперский С. Э. К вопросу о морфологии корневых систем сосны обыкновенной на осушенных торфяных почвах // Новые лесоводственные исследования. М., 1969. С. 62—65.

Гетманов Я. Я. Причины безлесья некоторых болот // Изв. Коми филиала ВГО. 1955. Вып. 3. С. 43—49.

Елина Г. А. Многоликие болота. Л., 1987. 190 с.

Иванов К. Е. Гидрология болот. Л., 1953. 299 с.

Касинов В. Б. Биологическая изометрия. Л., 1973. 266 с.

Кац Н. Я. Болота и торфяники. М., 1941. 400 с.

Козубов Г. М. Внутривидовое разнообразие у сосны (*Pinus sylvestis* L.) в Карелии и Кольском полуострове: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. 1962. 16 с.

Кобранов Н. П. К вопросу о происхождении болотной сосны // Изв. ин-та / Императ. лесной ин-т. СПб., 1912. Вып. XXIII. С. 74—155.

Ларгин И. Ф. Исследование древесного яруса на верховых болотах // Тр. ин-та леса АН СССР. 1953. Т. 13. С. 96—115.

Лешок В. И., Дыренков С. А. Структура болотных сосняков Южной Карелии // Болотные экосистемы европейского Севера. Петрозаводск, 1986. С. 78—93.

Лисс О. Л., Волкова Е. М. Болотные формы сосны обыкновенной как индикаторы условий произрастания // Болота и заболоченные леса в свете задач устойчивого природопользования. М., 1999. С. 69—70.

Лопатин В. Д. О причинах безлесья болот // Вестн. ЛГУ. 1947. № 9. С. 32—42.

Ниценко А. А. О развитии растительности на обнаженных скалах // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. 1951. Вып. 30. № 143. С. 86—111.

О симметрии в биологии. Л., 1971. 46 с.

Панов В. В. Об организации болотных морфосистем на основе стереофотограмметрического метода наблюдений // Болота охраняемых территорий: проблемы охраны и мониторинга: Тр. 11-го Всес. семин.-экскур. болотоведов. Л., 1991. С. 100—103.

Панов В. В. Некоторые особенности развития сфагнового мохового покрова верховых болот // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 3. С. 32—40.

Романова Е. А. Роль гидрологического режима в развитии древесной растительности на верховых болотах Нечерноземья // Значение болот в биосфере. Гидрологические аспекты. М., 1980. С. 147—152.

Сенельникова Т. С., Муратова Е. Н. Кариологическое изучение *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) с «ведьминой метлой», растущей на болоте // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 12. С. 50—60.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М., 1962. 377 с.

Солоневич Н. Г. К вопросу об экологических формах сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Торфяные болота Карелии. Петрозаводск, 1959. С. 139—146.

Солоневич Н. Г. Корневая система болотной сосны // Проблемы ботаники. 1962. Вып. 6. С. 297—307.

Сукачев В. Н. Материалы к изучению болот и торфяников озерной области // Тр. биостанции / Пресноводная биостанция. СПб., 1906. Т. II. С. 161—262.

Сукачев В. Н. О болотной сосне // Избр. тр. Л., 1973. Т. 2. С. 13—24.

Тимирязев К. А. Жизнь растения // Избр. соч. М., 1949. С. 10—354.

Ткаченко М. Е. Общее лесоводство. М.; Л., 1955. 593 с.

Тюремнов С. Н. Торфяные месторождения и их разведка. М.; Л., 1949. 464 с.

Хохрин А. В., Мамаев С. А., Шилоносов В. И. Встречаемость «левой» и «правой» форм хвойных пород в популяциях на Урале // Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород. Тр. ин-та экологии растений и животных. Вып. 90. Свердловск, 1974. С. 149—152.

Юрьев М. М. К вопросу о взаимоотношениях между приростом сфагнового ковра и сосны в различных формациях моховых болот // Тр. ун-та / Студ. кружок физ.-мат. фак. СПб. ун-та. 1911. Вып. 3. С. 67—87.

Couwenberg J., Joosten H. C. A. Weber and the Raised Bog of Augstumal — with a translation of the 1902 monograph by Weber on the «Vegetation and Development of the Raised Bog of Augstumal in the Mcmel delta» International Mire Conservation Group / PPH «Grif & K»: Tula, 2002. 278 pp.

Roosoluste E. Growth forms of the scotch pine growing in bogs // Peatland ecosystems. Tallinn, 1982. P. 121—127.

SUMMARY

A weak vertical growth and constant rotation of a tree tissues about the centerline of trunk and root are the main features of a bog pine. This is a result of particular properties of the substrate, and of symmetric strains in the tree tissues. The mechanical displacement of sphagnum mosses is among the most important mechanisms of the bog pine forming. The system of trunk flexures determines the pine form.

УДК 581.256.33 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 5

© Н. Н. Гончарова

О ФЛОРЕ БОЛОТ СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ ЛУЗА (РЕСПУБЛИКА КОМИ)

N. N. GONCHAROVA. ON THE FLORA OF MIRES OF THE MIDDLE COURSE OF THE LUZA RIVER (KOMI REPUBLIC)

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167000 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
Тел. (8212) 245003
E-mail: goncharova@ib.komisc.ru

Поступила 06.12.2004
Окончательный вариант получен 19.12.2006

Обследованы болота бассейна р. Луза в подзоне средней тайги на юго-западе Республики Коми. Выявлен состав флоры сосудистых растений (37 видов), мхов и лишайников (26 и 2 вида соответственно). Проведены систематический, географический, ценотический и экологический анализы флоры: характерно преобладание бореальных элементов. Проведена математическая обработка данных: отмечен высокий коэффициент флористического сходства болотных флор. Найдены редкие виды, включенные в «Красную книгу Республики Коми».

Ключевые слова: флора, болото, мхи, Республика Коми, средняя тайга.

В жизни биосферы важная экологическая роль принадлежит таким уникальным природным образованиям, как болота. Она заключается прежде всего в том, что болота являются генераторами и резервуарами стока CO_2, хранителями биологического разнообразия. Кроме того, запасы аккумулированного в болоте торфа представляют собой мощный резерв сырья для разнообразного использования в химии, сельском хозяйстве, медицине. Растительный покров болот — источник ценных пищевых, лекарственных и кормовых ресурсов (Болотные..., 2001).

История изучения болот в Республике Коми тесно связана с историей исследования растительности. В начале XX в. возникает интерес к нашему краю в связи с промышленным и сельскохозяйственным его освоением (Состояние..., 1997).

Исследованием болот Республики Коми занимались многие ученые (Кац, 1928, 1948; Цинзерлинг, 1929; Никонов, 1953; Алексеева, 1972, 1988, 1999, и др.), но из-за огромных площадей исследования проводились локально, на отдельных болотных массивах. Остаются неизученными или требуют более детального изучения громадные площади болот, расположенные в бассейне нижнего речения р. Печоры, на междуречье рек Ижма и Печора; в бассейне р. Цильма и др. Также мало изучены и болота Прилузского р-на. Анализ болотной флоры в этом районе ранее не проводился, и поэтому наши результаты могут представлять определенный интерес.

В связи с изучением и сохранением биоразнообразия, а также необходимостью охраны болотных ландшафтов исследовалась флора различных типов болот.

Материал и методика

Полевые исследования проводились в период с июля по август 2001 г. Было обследовано 8 болот мезотрофного и евтрофного типов, расположенных на водоразделе рек Великая Охта и Большая Визинга, а также на первой и второй надпойменных террасах среднего течения р. Луза (рис. 1).

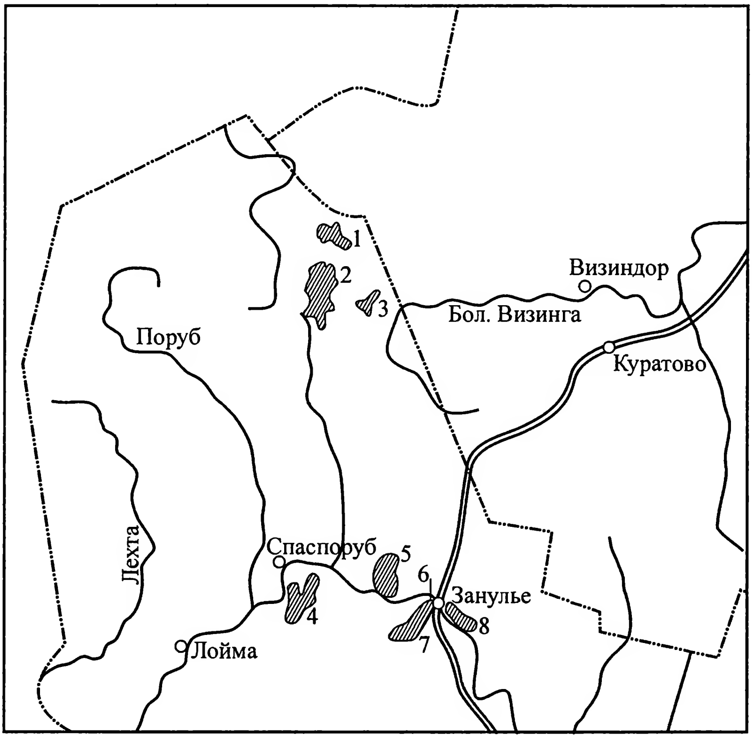


Рис. 1. Карта-схема расположения исследованных болот среднего течения р. Луза.

Болота: 1 — Атлас, 2 — Дёб, 3 — Луннюр, 4 — около с. Спаспоруб, 5 — Ыджыд-нюр, 6 — Мыт-Пыл-Нюр, 7 — продолжение болота № 6, 8 — по другую сторону от с. Занулье.

Исследуемая территория располагается на Русской платформе, на обширной холмистой равнине, расположенной к северу от Северных Увалов. Она находится вне границ последнего оледенения, но в пределах предыдущего (Московского), границей которого и являются Северные Увалы.

Четвертичные отложения преимущественно представлены флювиогляциальными (на западе) и аллювиальными отложениями (Историко-культурный..., 1997; Атлас..., 1964).

Климат района характеризуется умеренно-холодной зимой (средняя температура января — 14.5°—-15 °С), теплым летом (средняя температура июля +17°—17.5 °С), сравнительно длительным безморозным периодом, с повышенной нормой осадков (годовая сумма 700—800 мм) и довольно большими величинами испарения (270— 290 мм/год).

В районе исследования по приречным дренированным увалам под зеленомошными ельниками на суглинистых породах формируются типично подзолистые почвы. Почвы долины р. Луза — пойменные аллювиальные дерновые, на водоразделе рек Великая Охта и Большая Визинга — торфянисто-подзолисто-глееватые, около с. Спаспоруб — типичные подзолистые (Атлас..., 2001).

Исследуемая территория расположена в подзоне средней тайги, вблизи ее южной границы и относится к Сухоно-Лузскому округу Северодвинско-Верхнеднепровской подпровинции Североевропейской провинции (Александрова, Юрковская, 1989). Коренными здесь являются еловые зеленомошные черничные леса, встречаются долгомошные и сфагновые. Но еловые леса на большей части территории сведены, на их месте произрастают березовые и осиново-березовые, а также встречаются свежие вырубки. Около 15 % территории приходится на долю сосняков зеленомошных и долгомошных, а местами и лишайниковых. Особенно примечательны лишайниковые сосновые боры на коренном берегу р. Луза.

По типологии Н. Я. Каца (1948, 1971), район исследований относится к Печоро-Онежской провинции грядово-мочажинных торфяников.

Точных сведений о заболоченности региона и общей площади болот нет, но они значительно ниже, чем на севере республики.

В полевых условиях исследования проводились методом маршрутных профилей. Профили закладывались на участках с наиболее типичными для болот растительными сообществами и их комплексами. Эталонные болота и наиболее характерные участки для профилей предварительно намечались по аэрофотоснимкам. По ходу профиля делались геоботанические описания растительных сообществ по общепринятой методике на пробных площадях размером 100 м^2 (10 × 10 м) (Лавренко, Корчагин, 1959; Шенников, 1964), которые закладывались в типичных частях фитоценозов, а в комплексах описывались отдельно слагающие их фитоценозы по элементам микрорельефа (Методы..., 1991). Чтобы исключить попадание случайных (лесных) видов, переходные зоны (лес—болото) не обследовались. Неизвестные нам растения гербаризировались, а местонахождение остальных видов фиксировалось. На каждом описываемом участке отбирались образцы мхов (с кочек и мочажин отдельно) для последующего их определения. Всего собрано 40 гербарных листов сосудистых растений и определено около 500 образцов мхов. Все материалы хранятся в Институте биологии Коми НЦ УрО РАН (г. Сыктывкар), редкие виды — в гербарии института.

Названия видов приведены по сводке С. К. Черепанова (1995). Проведены систематический, географический, ценотический и экологический анализы флоры согласно методикам, представленным в ряде работ (Раменский и др., 1956; Шенников, 1964; Юрцев, 1968; Толмачев, 1974—1977).

Определение мхов проводилось по «Определителю сфагновых мхов СССР» (Савич-Любицкая, Смирнова, 1968); таксономический, систематический, географический и экологический анализы бриофлоры — согласно В. Г. Железновой (1994), Т. П. Шубиной и В. Г. Железновой (2002). Названия видов выверены по М. С. Игнатову и О. М. Афониной (Ignatov, Afonina, 1992).

Проведена математическая обработка полученных данных с вычислением коэффициента флористического сходства Жаккара:

$$K_c = 2c/(a + b - c) \cdot 100\ \%,$$

где a — число видов на 1-м болоте, b — число видов на другом болоте, c — число общих видов. Пределы этого коэффициента от 0 до 100 %, причем K_c = 100 % означает полное сходство флор (абсолютное совпадение списков), K_c = 0 означает, что флоры не имеют общих видов.

На основе матрицы относительных мер сходства построены графы сходства и дендрит (Теоретико-графовые методы..., 1983).

Результаты и обсуждение

Анализ флоры сосудистых растений

Флора исследованных болот насчитывает 65 видов растений, из них 37 — сосудистые, 26 — мохообразные и 2 вида лишайников (табл. 1). Печеночные мхи не изучались.

Сосудистые растения относятся к 18 семействам и 29 родам. Преобладают по числу видов семейства *Cyperaceae* (27.0 % от общего числа видов) и *Ericaceae* (21.6 %). Семейства *Betulaceae*, *Rosaceae*, *Pinaceae* имеют по 2 вида. Остальные се-

ТАБЛИЦА 1

Список видов растений болот Прилузского р-на

Виды	Болота							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Деревья								
Betula pubescens	+	+	+	+	+	+	+	+
Picea obovata	+	+	+	+	—	—	—	+
Pinus sylvestris	+	+	+	+	+	+	+	+
Кустарники								
Betula nana	—	+	—	+	+	+	—	—
Кустарнички								
Andromeda polifolia	+	+	+	+	+	+	+	—
Chamaedaphne calcyculata	+	+	+	+	+	+	+	—
Ledum palustre	—	+	—	+	+	+	+	—
Oxycoccus microcarpus	—	—	+	—	—	+	+	—
O. palustris	+	+	+	+	+	+	+	+
Vaccinium myrtillus	—	—	—	—	—	—	—	+
V. uliginosum	—	+	—	+	+	+	+	—
V. vitis-idaea	—	—	—	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	Болота							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Травы								
Bistorta major	—	—	—	—	—	—	—	+
Calla palustris	+	+	—	—	—	—	—	—
Carex dioica	—	—	—	—	—	—	—	+
C. globularis	—	—	—	—	—	—	—	+
C. lasiocarpa	—	—	—	+	+	+	+	—
C. limosa	+	+	+	+	+	+	—	+
C. pauciflora	+	+	—	+	—	+	—	—
C. rostrata	+	+	+	+	—	+	—	—
Comarum palustre	—	—	—	+	+	+	+	—
Dactylorhiza fuchsii	—	—	—	+	—	—	—	+
Drosera anglica	+	—	—	—	—	—	—	—
D. rotundifolia	+	+	+	+	+	+	+	+
Eleocharis palustris	—	—	—	—	—	+	+	—
Epilobium palustre	—	—	—	—	—	—	—	+
Equisetum fluviatile	+	—	—	+	+	+	+	+
Eriophorum polystachion	—	—	—	—	—	—	—	+
E. vaginatum	+	+	+	+	+	+	+	—
Galium uliginosum	—	—	—	—	—	—	—	+
Menyanthes trifoliata	+	+	+	+	+	+	+	+
Rhynchospora alba	+	—	—	—	—	—	—	—
Rubus chamaemorus	—	+	—	—	—	—	—	—
Saxifraga hirculus	—	—	—	—	—	—	—	+
Scheuchzeria palustris	+	+	+	+	+	+	+	—
Thelypteris palustris	—	—	—	—	—	—	—	+
Utricularia vulgaris	—	—	—	—	—	—	—	+
Лишайники								
Cladina arbuscula	—	—	—	—	—	+	—	—
C. rangiferina	—	—	—	—	—	+	—	—
Мхи								
Aulacomnium palustre	—	—	+	+	+	—	—	+
Bryum sp.	—	+	—	—	—	—	—	—
Calliergon giganteum	—	—	—	—	—	—	—	+
C. richardsonii	—	—	—	—	—	—	—	+
Paludella squarrosa	—	—	—	—	—	—	—	+
Plagiomnium ellipticum	—	—	—	—	—	—	—	+
Pleurozium schreberi	—	+	—	+	+	+	—	—
Polytrichum commune	—	+	—	—	—	—	—	—
P. strictum	+	+	+	—	+	+	+	—
Sphagnum angustifolium	+	+	+	—	—	+	+	+
S. balticum	+	+	+	+	+	+	—	—
S. centrale	—	+	+	—	—	—	—	—
S. fallax	+	+	—	+	+	+	—	—
S. flexuosum	+	+	+	+	+	+	+	—
S. fuscum	—	+	+	—	—	+	+	—
S. jensenii	+	+	+	+	—	+	—	—
S. lindbergii	—	+	—	—	—	—	—	—
S. magellanicum	+	+	+	+	+	+	+	—
S. majus	—	+	—	—	—	—	+	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	Болота							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Sphagnum capillifolium	—	—	—	—	—	—	—	+
S. obtusum	—	—	+	—	—	—	—	—
S. riparium	—	+	—	—	—	—	—	—
S. russowii	+	+	+	—	+	+	—	—
S. teres	—	—	—	—	—	—	—	+
S. warnstorfii	—	—	—	—	+	+	—	+
Tomenthypnum nitens	—	—	—	—	—	—	—	+
Итого видов:								
Сосудистые растения 37	16	18	13	19	15	18	17	19
Лишайники 2	—	—	—	—	—	2	—	—
Мохообразные 26	9	16	11	8	10	12	6	11
Всего видов 65	25	34	24	27	25	32	23	30

Примечание. Болота: 1 — Атлас, 2 — Дёб, 3 — Луннюр, 4 — около с. Спаспоруб, 5 — Ыджыд-нюр (около д. Мишаково), 6 — Мыт-Пыл-Нюр (около с. Зануլье), 7 — продолжение предыдущего болота, 8 — по другую сторону от с. Занулье.

мейства содержат по одному виду — *Polygonaceae*, *Menyanthaceae*, *Scheuchzeriaceae* и др.

По числу видов наиболее богаты роды *Carex* (6 видов) и *Vaccinium* (3 вида). Роды *Oxycoccus*, *Betula*, *Drosera* содержат по 2 вида. Остальные 22 рода представлены только одним видом.

Географический анализ показал, что на болотах Прилузского р-на все выявленные виды относятся к двум широтным группам — бореальной и арктобореальной (табл. 2). Исключением является плюризональный вид *Equisetum fluviatile*. Главенствующую роль играют бореальные виды (73.0 %). В основном осоки (*Carex dioica*, *C. globularis*, *C. lasiocarpa*, *C. limosa*, *C. pauciflora*, *C. rostrata*) и разнотравье (*Calla palustris*, *Galium uliginosum*, *Menyanthes trifoliata* и др.); из ерикоидных кустарничков — *Chamaedaphne calyculata*, *Ledum palustre* и *Oxycoccus palustris*. Доля арктобореальных видов значительно меньше (24.3 %). Однако представители этой группы встречаются на большинстве болот и играют значительную роль в сложении растительного покрова. Многие из них (*Betula nana*, *Eriophorum polystachion*, *E. vaginatum*, *Rubus chamaemorus*) нередко выступают в качестве доминанта и/или содоминанта растительных сообществ.

По характеру долготного простирания преобладают циркумполярные виды (73.0 % — *Carex limosa*, *Drosera rotundifolia*, *Saxifraga hirculus*, *Calla palustris*, *Epilobium palustre* и др.). Доля евроазиатских видов составляет 16.2 % — *Carex globularis*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Galium uliginosum* и др. Остальные географические элементы представлены 1—2 видами.

Важным показателем строения растительного покрова является биолого-ценотический состав флоры. Высшие сосудистые растения представлены 5 жизненными формами: деревьями, кустарниками, кустарничками, полукустарничками и травами. Среди них преобладают травянистые растения (64.9 %) родов *Carex*, *Eriophorum*, *Drosera* и др. Кустарничков значительно меньше — 21.6 %, все они относятся к сем. *Ericaceae*. Деревья составляют 8.1 % (*Betula pubescens*, *Pinus sylvestris*, *Picea obovata*). Из кустарников (2.7 %) присутствует *Betula nana*, полукустарнички (2.7 %) также представлены одним видом (*Comarum palustre*).

ТАБЛИЦА 2

Характеристика видов сосудистых растений болот Прилузского р-на

Название	Группа			Жизненная форма	Ценотип
	широтная	долготная	экологическая		
Andromeda polifolia	Б	Ц	МГ	Кч	Бл
Betula nana	АБ	Е	МГ	К	Бл
Betula pubescens	Б	ЕЗС	М	Д	Л
Bistorta major	Б	Ц	М	Т	Лг
Calla palustris	Б	Ц	Г	Т	ВБл
Carex dioica	Б	ЕС	МГ	Т	Бл
C. globularis	Б	ЕА	ГМ	Т	ЛБл
C. lasiocarpa	Б	Ц	Г	Т	Бл
C. limosa	Б	Ц	ГМ	Т	Бл
C. pauciflora	Б	Ц	Г	Т	Бл
C. rostrata	Б	Ц	Г	Т	Бл
Chamaedaphne calyculata	Б	Ц	МГ	Кч	Бл
Comarum palustre	Б	Ц	Г	ПКч	Бл
*Dactylorhiza fuchsii**	Б	ЕА	ГМ	Т	ЛБл
Drosera anglica	Б	Ц	Г	Т	Бл
D. rotundifolia	Б	Ц	МГ	Т	Бл
Eleochris palustris	Б	Ц	МГ	Т	ВБл
Epilobium palustre	Б	Ц	МГ	Т	Бл
Equisetum fluviatile	П	Ц	Г	Т	ВБл
Eriophorum polystachion	АБ	Ц	МГ	Т	Бл
E. vaginatum	АБ	Ц	МГ	Т	Бл
Galium uliginosum	Б	ЕА	М	Т	ЛгБл
Ledum palustre	Б	Ц	ГМ	Кч	Бл
Menyanthes trifoliata	Б	Ц	Г	Т	ВБл
Oxycoccus microcarpus	АБ	Ц	ГМ	Кч	Бл
O. palustris	Б	Ц	МГ	Кч	Бл
Picea obovata	Б	ЕА	ГМ	Д	Л
Pinus sylvestris	Б	ЕА	ГМ	Д	Л
*Rhynchospora alba**	Б	ЕА	Г	Т	Л
Rubus chamaemorus	АБ	Ц	ГМ	Т	Бл
Saxifraga hirculus	АБ	Ц	Г	Т	Бл
Scheuchzeria palustris	Б	Ц	Г	Т	Бл
*Thelypteris palustris**	Б	Ц	Г	Т	ЛБл
Utricularia vulgaris	Б	Ц	ГД	Т	В
Vaccinium myrtillus	АБ	Е	ГМ	Кч	Л
V. uliginosum	АБ	Ц	МГ	Кч	ЛБл
V. vitis-idaea	АБ	Ц	М	Кч	Л

Примечание. АБ — арктобореальный, Б — бореальный, П — плюризональный; Ц — циркумбореальный; Е — европейский, ЕЗС — европейско-западносибирский, ЕС — европейско-сибирский, ЕА — евразиатский; М — мезофит, МГ — мезогигрофит, ГМ — гигромезофит, Г — гигрофит, ГД — гидатофит; Кч — кустарничек, К — кустарник, Д — дерево, Т — трава, ПКч — полукустарничек; Бл — болотный, Л — лесной, ЛБл — лесо-болотный, Лг — луговой, ЛгБл — лугово-болотный, В — водный, ВБл — водно-болотный. Звездочкой отмечены виды, включенные в «Красную книгу Республики Коми».

Экологический анализ показал, что на болотах произрастают влаголюбивые растения, среди которых преобладают мезогигрофиты (29.7 %) и гигромезофиты (24.3 %) (в сумме 54 %). Доля непосредственно гигрофитов составляет 32.4 % (в основном это растения топей, обводненных мочажин — *Calla palustris*, *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Scheuchzeria palustris* и др.). Группа мезофитов малочисленна (10.9 %), в нее входят виды, для которых болото не является основным типом местообитания (*Betula pubescens*, *Bistorta major*, *Galium uliginosum* и *Vaccinium vitis-idaea*). Такой высокий процент гигрофильных видов обусловлен обильным увлажнением болот.

В распределении по ценотипам доминируют болотные виды (54.2 %). Значительным количеством представлены виды лесной группы (лесные — 16.1 и переходные — лесо-болотные — 10.8 %); видимо, это обусловлено тем, что все исследованные болота образовались в результате заболачивания леса; кроме того, они располагаются между лесными массивами. Виды, относящиеся к водно-болотному ценотипу, отмечены на большинстве исследованных болот (1—2 вида) и составляют 8.1 %. Одним видом (*Utricularia vulgaris*) представлен водный ценотип.

Таким образом, флора сосудистых растений исследованных болот бассейна р. Луза не отличается большим разнообразием, преобладают циркумбореальные виды болотного ценотипа, что характерно в целом для болот таежной зоны России. Среди выявленных видов отмечены редкие виды, занесенные в «Красную книгу Республики Коми» (1998): *Dactylorhiza fuchsii* на болотах Мыт-Пыл-Нюр и № 8 (категория охраны 5(cd)), *Rhynchospora alba* (довольно обильный) на болоте Атлас и *Thelypteris palustris* на болоте № 8 (с категорией охраны 3(R)).

Анализ бриофлоры

Огромную средообразующую роль на болотах играют мохообразные.

В районе исследований выявлено 26 видов мхов из 2 подклассов: *Sphagnidae* — 16 видов, *Bryidae* — 8 видов, относящихся к 9 семействам и 9 родам. Ведущим семейством по числу видов является *Sphagnaceae* — 16 видов (61.6 %). Семейства *Polytrichaceae* и *Amblystegiaceae* содержат по 2 вида. Остальные семейства представлены 1 видом каждое. Род *Sphagnum* является самым крупным по числу видов.

Географический анализ бриофлоры показал значительное преобладание видов бореальной широтной группы (84 %): *Aulacomnium palustre*, *Plagiomnium ellipticum*, *Sphagnum balticum* и др. Гипоарктические (*Sphagnum jensenii*, *S. lindbergii*) и гипоарктогорные (*Calliergon richardsonii*, *Tomenthypnum nitens*) элементы составляют в сумме 16 % (табл. 3). По долготному распространению все виды мхов относятся к циркумполярным и биполярным, причем первые преобладают (68 %).

Среди экологических групп мохообразных значительны гигрофиты (80 %), что обусловлено специфическими условиями болотных местообитаний. В эту группу входят сфагновые, за исключением *Sphagnum majus*, и бриевые (*Aulacomnium palustre*, *Calliergon giganteum*, *C. richardsonii*, *Paludella squarrosa* и *Tomenthypnum nitens*) мхи.

Остальные экологические группы представлены единичными видами: гигромезофиты — *Plagiomnium ellipticum*, *Polytrichum commune* и *P. strictum*; мезофиты — *Pleurozium schreberi*; гидрогигрофиты — *Sphagnum majus*.

Таким образом, бриофлора исследованных болот в основном состоит из циркумбореальных гигрофильных видов, что в целом характерно для болот таежной

ТАБЛИЦА 3

Характеристика мхов болот Прилузского р-на

Виды	Группа		
	широтная	долготная	экологическая
Aulacomnium palustre	Б	БП	Г
Bryum sp.	—	—	—
Calliergon giganteum	Б	Ц	Г
C. richardsonii	ГА	Ц	Г
Paludella squarnosa	Б	Ц	Г
Plagiomnium ellipticum	Б	Ц	ГМ
Pleurozium schreberi	Б	БП	М
Polytrichum commune	Б	БП	ГМ
P. strictum	Б	БП	ГМ
Sphagnum angustifolium	Б	Ц	Г
S. balticum	Б	Ц	Г
S. capillifolium	Б	БП	Г
S. centrale	Б	БП	Г
S. fallax	Б	Ц	Г
S. flexuosum	Б	Ц	Г
S. fuscum	Б	Ц	Г
S. jensenii	Гип	Ц	Г
S. lindbergii	Гип	Ц	Г
S. magellanicum	Б	БП	Г
S. majus	Б	Ц	ГГ
S. obtusum	Б	Ц	Г
S. riparium	Б	Ц	Г
S. russowii	Б	Ц	Г
S. teres	Б	Ц	Г
S. warnstorfii	Б	Ц	Г
Tomenthypnum nitans	ГА	Ц	Г

Примечание. Вид: Б — бореальный, ГА — гипоарктогорный, Гип — гипоарктический, Ц — циркумполярный, БП — биполярный, М — мезофит, ГМ — гигромезофит, Г — гигрофит, ГГ — гидрогигрофит.

зоны. Моховой покров всех исследованных болот почти сплошь состоит из сфагновых мхов. На кочках в основном это *Sphagnum magellanicum*, *S. angustifolium*, *S. fallax*, *S. fuscum*; в мочажинах — *S. fallax*, *S. jensenii*. Доля гипновых мхов в сложении мохового покрова незначительна.

Для выявления флористического сходства изученных болот вычислен коэффициент сходства видового состава по Жаккару ($K_\text{с}$), построены граф и дендрит сходства (рис. 2, 3). Сравнение флор болот показало высокий процент общих видов — $K_\text{с} > 50$ %.

Наибольшее значение $K_\text{с}$ наблюдается для болот № 4 и № 5 (73 %), № 5 и № 6 (70) и № 1 и № 5 (66 %). Флоры остальных болот также довольно сходны — $K_\text{с} > 50$ %. Такое высокое значение коэффициента флористического сходства можно объяснить близкими физико-географическими условиями. Исключением является болото № 8, флора которого значительно отличается от всех остальных болот ($K_\text{с} < 30$ %) и носит мезо-евтрофный характер, что является следствием близкого расположения богатых минеральными веществами грунтовых вод напорного характера.

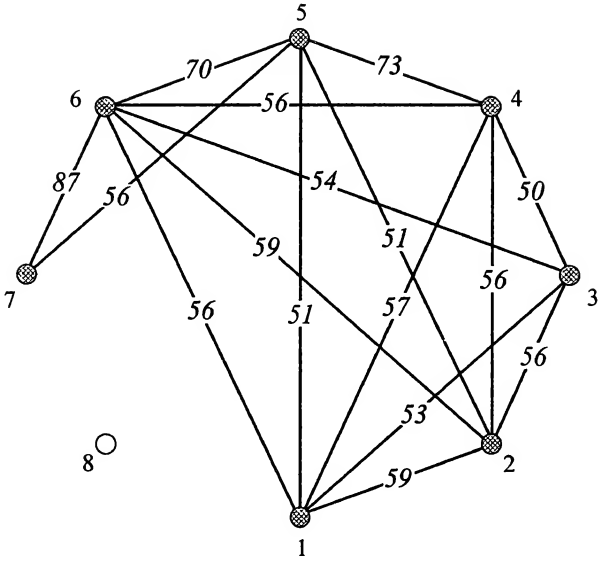


Рис. 2. Граф флористического сходства.

На ребрах — значения коэффициента сходства Жаккара. 1—8 — изученные болота.

Во флористическом отношении наиболее интересными являются болота: Атлас, Мыт-Пыл-Нюр и болото № 8. Для Атласа характерны ровная поверхность и отсутствие древесного яруса. Кроме того, на этом болоте обильно произрастает редкий вид *Rhynchospora alba*, занесенный в «Красную книгу Республики Коми». Болото Мыт-Пыл-Нюр является единственным в данном районе охраняемым клюквенным болотом. На болоте № 8 отмечены виды, характерные для низинных болот: *Carex dioica*, *C. globularis*, *Equisetum fluviatile*, *Galium uliginosum* и др. Здесь встречаются редкие виды высших сосудистых растений, включенные в «Красную книгу Республики Коми»: *Dactylorhiza fuchsii*, *Thelypteris palustris*, из мхов — сравнительно редкий вид *Calliergon richardsonii.*

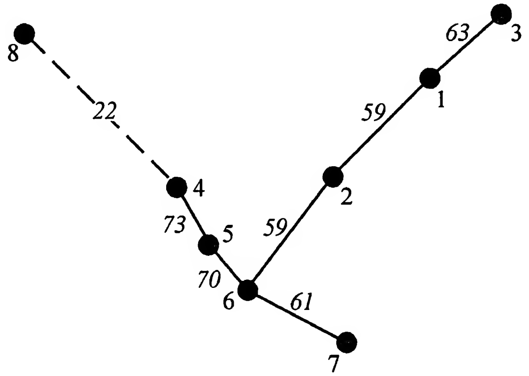


Рис. 3. Дендрит флористического сходства высших сосудистых растений болот Прилузского р-на.

Цифры в узлах дендрита (1—8) означают номера болот. Цифры между узлами — значения коэффициента сходства. Сплошные линии — высокие значения коэффициентов сходства, пунктир — низкие значения.

Благодарности

Автор выражает благодарность за просмотр рукописи и ценные замечания О. В. Ребристой.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований ОБН РАН по проекту «Структурно-функциональная организация, биоразнообразие и мониторинг лесов».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д., Юрковская Т. К. Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. Л., 1989. 61 с.

Алексеева Р. Н. Евтрофные болота Средней Печоры // Изв. Коми фил. Геогр. о-ва СССР. 1972. Т. 2. № 4 (14). С. 51—57.

Алексеева Р. Н. Болота Припечорья. Л., 1988. 136 с.

Алексеева Р. Н. Об охране болот в республике // Вестн. Ин-та биол. Коми НЦ УрО РАН. 1999. № 6. С. 9—12.

Атлас Коми АССР. М., 1964. 112 с.

Атлас Республики Коми. М., 2001.

Болотные системы Западной Сибири и их природоохранное значение / Под ред. В. Б. Куваева. Тула, 2001. 584 с.

Железнова В. Г. Флора листостебельных мхов европейского Северо-Востока. СПб., 1994. 149 с.

Историко-культурный атлас Республики Коми. М., 1997. 384 с.

Кац Н. Я. О типах олиготрофных сфагновых болот Европейской России и их широтной и меридиональной зональности // Тр. Бот. науч.-исслед. ин-та при физ.-мат. фак. МГУ. 1928. С. 1—60.

Кац Н. Я. Типы болот СССР и Западной Европы и их географическое распространение. М., 1948. 320 с.

Кац Н. Я. Болота земного шара. М., 1971. 295 с.

Красная книга Республики Коми: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных / Под ред. А. И. Таскаева. М., 1998. 528 с.

Лавренко Е. М., Корчагин А. А. Полевая геоботаника. М.; Л., 1959. Т. 1. 444 с.

Методы исследований болотных экосистем таежной зоны. Л., 1991. 128 с.

Никонов М. Н. Торфяники Средней Печоры // Тр. Ин-та леса АН СССР. М., 1953. Т. 13. С. 148—157.

Раменский Л. Г., Цаценкин Н. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.

Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель сфагновых мхов СССР. Л., 1968. 112 с.

Состояние изученности природных ресурсов Республики Коми. Сыктывкар, 1997. 200 с.

Теоретико-графовые методы в биогеографических исследованиях. Владивосток, 1983. 135 с.

Толмачев А. И. Флора Северо-Востока европейской части СССР. Т. 1—4. Л., 1974—1977.

Цинзерлинг Ю. Д. Очерк растительности болот по среднему течению р. Печоры // Изв. Гл. бот. сада СССР. 1929. Вып. 1—2. С. 95—128.

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 412 с.

Шубина Т. П., Железнова В. Г. Листостебельные мхи равнинной части средней тайги европейского Северо-Востока. Екатеринбург, 2002. 158 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 990 с.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята: Проблема истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. Л., 1968. 235 с.

Ignatov M. S., Afonina O. M. Check-list of mosses of the former USSR // Arctoa, 1992. Vol. 1—2. P. 1—86.

SUMMARY

The mires in the Luza River basin (South-Western Komi Republic) have been examined. 37 vascular plant species, 26 moss species and 2 lichen species are recorded. A taxonomic, geographic, coenotic and ecological analysis of the flora was made: boreal elements are found to predominate. The mathematic treatment of the data was made: the high index of floristic similarity of the mire floras is noticed. Rare species included in the Red Data Book of the Komi Republic have been recorded.

УДК 581.524.346 : 581.526.33 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 5

© С. И. Грабовик

ПОСТМЕЛИОРАТИВНАЯ ДИНАМИКА БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ МЕЗОТРОФНЫХ ТРАВЯНО-СФАГНОВЫХ БОЛОТ ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ

S. I. GRABOVIK. POST-MELIORATIVE DYNAMICS OF PRODUCTIVITY IN MESOTROPHIC HERB-SPHAGNUM MIRES IN SOUTHERN KARELIA

Институт биологии КНЦ РАН
185910 Петрозаводск, Пушкинская, 11
E-mail: grabovik@bio.krc.karelia.ru

Поступила 23.01.2006
Окончательный вариант получен 20.09.2006

Приводятся результаты 33-летних исследований по динамике биологической продуктивности и структуры растительного покрова в пространственно-временно́м аспекте под влиянием осушения на примере 3 пробных площадей. Многолетние стационарные исследования динамики растительного покрова мезотрофных болот среднетаежной Карелии после осушения показали разную скорость и направленность сукцессий. Осушение мезотрофных болот приводит к значительному снижению участия в надземной фитомассе основных растений-торфообразователей и возрастанию роли в них древесных растений. Наиболее существенные преобразования происходят там, где до осушения в растительном покрове присутствовали древесные породы.

Ключевые слова: динамика, болота, растительность, продуктивность, Карелия.

В последние десятилетия во всем мире активно изучаются проблемы изменения климата в связи с антропогенным влиянием, в том числе повышением концентрации CO_2 на Земле. Для определения роли тех или иных типов болот в аккумуляции CO_2 необходимы в первую очередь данные о биологической продуктивности слагающих их сообществ, величине их ежегодного опада.

Болота Карелии занимают 3.63 млн га, а заторфованность составляет 27 % от общей площади республики (Елина и др., 1984). К настоящему времени около 25 % общей площади болот Южной Карелии осушено для целей лесного и сельского хозяйства, в отдельных районах эта цифра достигает 70 %. Осушительная мелиорация, изменяя гидрологический и тепловой режимы почв, активизирует жизнедеятельность почвенных микроорганизмов и, как следствие, ускоряет разложение органического вещества.

Растительный покров осушенных болот имеет сложную структуру, которая зависит от ряда факторов: типа болотного массива, видового состава растительных сообществ, интенсивности и давности осушения. На разных типах болот изменение структуры растительных сообществ происходит неодинаково. Здесь важную роль играет экологическая пластичность видов растений, слагающих фитоценозы, а также конкурентная способность видов, внедряющихся после осушения.

Облесенные болотные массивы не занимают в Карелии больших площадей и до настоящего времени изучены слабо. Древесные и древесно-сфагновые болотные сообщества встречаются значительно чаще в составе других типов болот, особенно на окрайках.

Изменению растительности болот и заболоченных лесов под влиянием осушения посвящено достаточно много работ как у нас в стране, так и за рубежом. Большинство исследователей уделяли главное внимание вопросу осушения на древесный ярус. Динамика растительного покрова нижних ярусов рассматривается в сравнительно немногих работах, касающихся в основном болот европейской части России (Ниценко, 1951; Гузлена, 1963; Юрковская, 1963) и Западной Сибири (Елисеева, 1963, 1964; Платонов, 1967). Бóльшая часть материалов об изменении растительного покрова болот и заболоченных лесов получена на основе однократных учетов, проведенных через достаточно большой период после осушения. В. Н. Федорчук с соавт. (1981) отмечают, что стадия относительной стабилизации растительного покрова обычно наступает не ранее 20—25 лет после осушения. Типы осушенных лесов Ленинградской обл. выделены в результате описания участков леса, сформировавшихся в результате осушения болот и заболоченных лесов в течение 20—90 лет. Финские исследователи Л. Хейкурайнен (1983) и Ю. Лайне (Laine, 1989) отмечают, что на осушенных болотах напочвенный покров достигает устойчивого состояния, отличного от первоначального типа, растительного сообщества, только спустя более 15—30 лет после осушения.

Гораздо меньше данных, полученных на постоянных пробных площадях путем повторных исследований в первые десятилетия после осушения, которые позволяют полнее раскрыть механизм влияния мелиорации не только на древесный ярус, но и на почвенный покров и экологические условия осушенных участков. Такие исследования проводятся в Южной Карелии на Киндасовском лесоболотном научном стационаре (Грабовик, 1984, 1985, 1989, 1991, 1998, 1999), вопросы естественного лесовозобновления в первые 10—15 лет после осушения рассматриваются В. М. Медведевой (1998), В. И. Саковцом, В. Н. Гавриловым (1994), В. И. Саковцом с соавт. (2000). В Западнодвинском стационаре Лаборатории лесоведения РАН проводится биогеоценологическое изучение болотных лесов в связи с опытной гидролесомелиорацией (Биогеоценологическое изучение..., 1982). В Западной Сибири С. П. Ефремовым (1987) подведены итоги 20-летних стационарных исследований, в которых основное внимание уделено комплексной оценке процесса формирования пионерных древостоев на осушенных безлесных и слабооблесенных болотах.

Для изучения структурной и функциональной организации болотных биогеоценозов необходимы установление особенностей образования фитомассы естественных болот в зависимости от экологических условий произрастания и определение изменений биологической продуктивности растительности болот под влиянием осушения. Вопросы продуктивности естественных болот отражены в работах М. С. Боч и В. В. Мазинга (1979), Г. А. Елиной с соавт. (1984) и др. Наиболее обстоятельный аналитический обзор литературных данных по продуктивности естественных и осушенных открытых и облесенных болот дан в монографии В. В. Валетова (1992).

Данные по биологической продуктивности осушенных болот отражают значимость структурных единиц фитоценозов и направленность их развития во времени и пространстве. Знание закономерностей динамики болотной растительности под влиянием осушения имеет немалое значение при планировании использования болот.

Материалы и методы

Комплексные исследования структуры и динамики болот и заболоченных лесов в естественном состоянии проводятся на территории Киндасовского лесо-болотного научного стационара Карельского НЦ РАН, в подзоне средней тайги (61°48′ с. ш. и 33°35′ в. д.) с 1970 г. Характеристика природных условий стационара и объектов содержится в работах Г. А. Елиной (1977). Данные по структуре и продуктивности растительного покрова мезотрофных болот стационара до осушения отражены в работах Г. А. Елиной и О. Л. Кузнецова (1977) и Г. А. Елиной с соавт. (1984).

В начале 1970-х годов была заложена серия пробных площадей на естественных болотах разных типов, часть их на стационаре была осушена и в дальнейшем нами были продолжены исследования динамики видового состава, структуры и продуктивности растительного покрова под влиянием мелиорации.

Метеорологические условия за период исследований 1970—2003 гг. отличались значительной изменчивостью и часто отклонялись от средних многолетних данных, что отразилось на росте, развитии и продуктивности растений. В целом из 33 вегетационных сезонов 18 были умеренно или очень влажными с осадками выше средней многолетней, 5 — сухими, остальные вегетационные периоды были близки к средним показателям.

Исследования динамики видового состава и структуры растительного покрова выполнялись апробированными и модифицированными методами (Александрова, 1964; Программа..., 1966). Горизонтальная структура растительного покрова исследовалась методом крупномасштабного картирования (Галкина, 1963; Юнатов, 1964). Наблюдения за динамикой видового состава растительного покрова на осушенных болотах вели в пределах пробной площади на метровых площадках, расположенных на разном расстоянии от канав. В ходе исследования анализировались структура сообществ, флористический состав, участие видов в сложении растительного покрова. Отбор образцов надземной фитомассы производился в июле—августе: травяно-кустарничкового яруса с площадок по 1 м^2, мохового — 0.1 м^2 в 10-кратной повторности. В связи с комплексностью растительного покрова отбор образцов производился с учетом структуры. Образцы срезались на границе живой и мертвой частей сфагновых мхов или на уровне поверхности торфа. Перед срезанием определялось на площадках проективное покрытие всех видов растений. Образцы надземной фитомассы разбирались по видам, все фракции взвешивались и данные пересчитывались на абсолютно сухое вещество. Контролем для всех пробных площадей служила продуктивность, определенная в этом же растительном комплексе до осушения. Основные таксационные показатели древостоя определялись методами, применяемыми в лесной таксации. Учет подроста по состоянию (жизнеспособный, нежизнеспособный и сухостой) и 6 группам высот: до 0.25, 0.26—0.5, 0.51—1.0, 1.01—1.5, 1.51—2.0 и свыше 2.0 м производился на двухметровых лентах, расположенных перпендикулярно осушительным каналам.

Запасы надземной фитомассы древостоя получили расчетным путем. Зная количество деревьев на 1 га, диаметр стволов по ступеням толщины и среднюю высоту деревьев по таблицам (Казимиров и др., 1978), рассчитали запасы фитомассы древостоя. Средний годичный прирост определяли расчетным путем.

Результаты 33-летних исследований по динамике биологической продуктивности и структуры растительного покрова в пространственно-временно́м аспекте под влиянием осушения представлены на примере 3 пробных площадей.

Пробная площадь 1 (пл. 1) заложена в центральной открытой части болота «Близкое», в кочковато-топяном комплексе Sphagneta centrale + Herbeto—Sphagneta subsecundi. Растительный покров представлен сообществами кочек и мочажин. Подавляющую часть кочковато-топяного комплекса (70 %) занимали сообщества мочажин Carex lasiocarpa—Chamaedaphne calyculata—Sphagnum centrale + S. angustifolium (табл. 1). На кочках росли единичные *Betula pubescens* или *Pinus sylvestris* до 2 м выс. Строение торфяной залежи свидетельствует о молодости кочек, под которыми, также как и под мочажинами, верхние 25 см сложены осоковым торфом с включениями остатков *Sphagnum centrale*, *S. angustifolium*, *S. subsecundum*, ниже залегает осоковый низинный торф со значительным количеством (до 20 %) остатков вахты. Мощность низинной торфяной залежи не превышает 1 м, которая подстилается глиной.

ТАБЛИЦА 1

Изменение структуры растительного покрова на пробных площадях под влиянием осушения

Фитоценозы и их фрагменты	Микрорельеф	До осушения	После осушения			
			5 лет	13 лет	25 лет	30 лет
		занимаемая площадь, %				
Кочковато-топяной комплекс Sphagneta centrale + Herbeto—Sphagneta subsecundi (пл. 1)						
Betula pubescens—Chamaedaphne calyculata—Sph. centrale	Приствольные кочки	—	1.0	—	—	—
Betula pubescens—Chamaedaphne calyculata	То же	—	—	5.0	3.0	1.0
Chamaedaphne calyculata—Sph. centrale + Sph. angustifolium	Кочки	30.0	19.0	8.0	—	—
Carex lasiocarpa—Menyanthes trifoliata	Мочажины	70.0	—	—	—	—
Carex lasiocarpa + Calamagrostis neglecta—Menyanthes trifoliate	Ковры	—	62.0	—	—	—
Carex lasiocarpa + Calamagrostis neglecta—Salix myrtilloides	»	—	18.0	—	—	—
Betula pubescens—Calamagrostis neglecta + Carex lasiocarpa—Salix myrtilloides	»	—	—	87.0	—	—
Betula pubescens—Calamagrostis neglecta	»	—	—	—	97.0	99.0
Слабооблесенный кочковато-западинный комплекс Sphagneta angustifolii + Herbeta с редкой Betula pubescens (пл. 2)						
Betula pubescens—Chamaedaphne calyculata—Pleurozium schreberi	Приствольные кочки	8.0	—	10.0	—	—
Betula pubescens—Pleurozium schreberi + Hylocomium splendens	То же	—	—	—	10.0	10.0
Andromeda polifolia—Carex lasiocarpa—Sph. angustifolium	Кочки	36.0	—	—	—	—
Phragmites australis—Carex lasiocarpa	Ковры	56.0	—	—	—	—
Carex lasiocarpa—Sphagnum angustifolium	»	—	—	36.0	—	—
Betula nana—Sph. angustifolium	»	—	—	54.0	—	—
Betula pubescens—Rubus arcticus—Dryopteris carthusiana + Pyrola rotundifolia	»	—	—	—	90.0	90.0
Кочковато-топяной комплекс Sphagneta magellanici + Herbeta (пл. 3)						
Andromeda polifolia—Carex lasiocarpa—Sph. magellanicum + Sph. angustifolium	Кочки	36.0	—	—	—	—
Betula nana + Andromeda polifolia—Sph. magellanicum + Sph. angustifolium	»	—	33.0	—	—	—
Betula nana—Sph. angustifolium + Sph. magellanicum	»	—	—	50.0	—	—
Carex lasiocarpa—Sphagnum subsecundum	Мочажины	18.0	—	—	—	—
Carex limosa—Menyathes trifoliate	»	46.0	—	—	—	—
Carex lasiocarpa—Menyathes trifoliate	Ковры	—	67.0	—	—	—
Carex lasiocarpa—Sph. angustifolium	»	—	—	50.0	—	—
Betula nana—Sph. angustifolium	»	—	—	—	—	100.0

Пробная площадь 2 (пл. 2) расположена на окрайке болота «Койвусуо», в слабооблесенном кочковато-западинном комплексе Sphagneta angustifolii + Herbeta с редкой *Betula pubescens* как на кочках, так и в западинах. До осушения основными элементами этого болотного комплекса являлись кочки, на которых были представлены фитоценозы Betula pubescens—Chamaedaphne calyculata—Pleurozium schreberi и Andromeda polifolia—Carex lasiocarpa—Sphagnum angustifolium. Понижения заняты фитоценозом Phragmites australis—Carex lasiocarpa (табл. 1). Деревья здесь были низкие (2—4 м), древостой малосомкнутый 0.2. Строение торфяной залежи различается в верхнем 0.25—0.5 м-м слое, под кочками переходный торф с остатками сфагнов *Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum*. Под мочажинами и коврами торф низинный с остатками осоки волосистоплодной. Глубже 0.5 м залежь сложена однородным низинным осоковым торфом. Глубина низинной торфяной залежи 1.5 м, она подстилается глиной.

Пробная площадь 3 (пл. 3) заложена в центральной части болотного массива «Койвусуо» в кочковато-топяном комплексе Sphagneta magellanici + Herbeta, который занимал 27 % от площади массива. До осушения основными элементами являлись кочки, растительный покров которых был представлен фитоценозами Andromeda polifolia—Carex lasiocarpa—Sphagnum magellanicum + S. angustifolium. Сообщества мочажин Carex lasiocarpa—Sphagnum subsecundum и Carex limosa—Menyanthes trifoliata занимали 64 % (табл. 1). Строение торфяной залежи различается только в верхних слоях до 0.75 м, где под кочками отмечен осоково-сфагновый переходный торф с включениями остатков *Sphagnum magellanicum*, *S. angustifolium*, а под мочажинами и коврами — осоковые низинные виды. Глубже 0.75 м залежь сложена однородным низинным осоковым торфом с преобладанием остатков осоки волосистоплодной и примесью хвоща, вахты и тростника. Мощность низинной осоковой залежи 1.5 м, которая подстилается глиной.

В 1970—1971 гг. эти болота были осушены сетью открытых канав, проложенных через 160, 180 и 100 м соответственно. В настоящее время откосы и дно канав заросли травянистой растительностью.

Результаты исследований

До осушения на изучаемых пробных площадях с комплексным растительным покровом запасы надземной фитомассы и ее фракционный состав на кочках и понижениях значительно различались и зависели от видового состава и структуры растительного покрова.

На пл. 1 запасы фитомассы кочек и топей близки, но структура фитомассы различна: на кочках она складывается из фитомассы кустарничков и мхов, а в топях, в основном, за счет трав. Запасы фитомассы на кочках 25.2, на понижениях 26.3 ц/га (табл. 2).

На пл. 2 надземная фитомасса кочек была почти в 4 раза больше, чем на пл. 1, так как они облесены и их растительный покров более густой. Запасы фитомассы на кочках 98.3, на понижениях 30.3 ц/га (табл. 2).

На пл. 3 запасы надземной фитомассы и ее фракционный состав на кочках и в понижениях значительно различались и зависели от видового состава и структуры растительного покрова. В понижениях преобладали осоки, вахта и сфагновые мхи (*Sphagnum angustifolium*, *S. subsecundum*), на кочках — кустарнички и сфагновые мхи (*S. angustifolium*, *S. magellanicum*). В растительном покрове кочек отмечали 2—3 яруса, моховой ярус сплошной, и мхи составляли больше половины надземной фитомассы. Запасы фитомассы на кочках 48.5, в понижениях 20.3 ц/га (табл. 2).

Для каждой пробной площади вычислена годичная продукция надземной фитомассы на основании ранее приведенных данных о величине годичного прироста всех групп растений, входящих в фитоценозы (табл. 2). На мезотрофных травя-

ТАБЛИЦА 2

Изменение надземной фитомассы (1) и годичной продукции (2) на пробных площадях под влиянием осушения, ц/га

Фракции фитомассы	До осушения				После осушения											
	кочки		мочажины		через 5 лет				через 13 лет				через 25 лет		через 30 лет	
					кочки		ковры		кочки		ковры		ковры		ковры	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Кочковато-топяной комплекс Sphagneta centrale + Herbeto—Sphagneta subsecundi (пл. 1)																
Деревья	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	218.5	13.7	507.7	31.9	609.6	38.4
Кустарнички	9.7	3.1	2.3	0.8	45.1	13.2	3.8	1.5	19.1	5.6	12.7	3.8	—	—	—	—
Травы	1.7	1.7	17.5	17.5	4.7	4.7	13.8	13.8	8.7	8.7	21.4	21.4	17.4	17.4	15.6	15.6
Мхи	13.8	3.7	6.5	3.9	21.3	5.8	0.3	0.1	8.2	1.9	—	—	18.7	3.7	10.3	1.0
Всего надземной фитомассы	25.2	8.5	26.3	22.2	71.1	23.7	17.9	15.4	36.0	16.2	252.6	38.9	543.8	53.1	635.5	55.5
Слабооблесенный кочковато-западинный комплекс Sphagneta angustifolii + Herbeta с редкой Betula pubescens (пл. 2)																
Деревья	19.0	17.6	—	—	—	—	—	—	421.1	26.5	—	—	968.7	61.0	1036.0	65.3
Кустарнички	17.3	5.4	5.6	1.6	—	—	—	—	17.3	5.1	42.7	15.8	13.0	3.8	9.0	2.6
Травы	9.2	9.2	11.8	11.8	—	—	—	—	1.5	1.5	0.9	0.9	25.7	25.7	22.4	22.4
Мхи	52.8	10.6	12.9	4.7	—	—	—	—	6.7	3.3	1.9	0.7	1.3	0.3	0.9	0.2
Всего надземной фитомассы	98.3	53.3	30.3	18.1	—	—	—	—	446.6	36.4	45.5	17.4	1008.7	90.8	1068.3	90.5
Кочковато-топяной комплекс Sphagneta magellanici + Herbeta (пл. 3)																
Кустарнички	14.6	4.5	4.9	1.8	73.0	29.1	0.4	0.1	113.7	9.8	3.3	0.3	—	—	67.7*	6.4
Травы	4.5	4.5	9.0	9.0	5.3	5.3	2.4	2.4	3.1	3.1	5.4	5.4	—	—	3.1	3.1
Мхи	29.4	7.4	6.4	2.4	15.3	3.8	0.08	0.05	12.9	3.3	9.0	2.5	—	—	23.8	6.0
Всего надземной фитомассы	48.5	16.4	20.3	13.2	93.6	38.2	2.9	2.5	130.0	16.2	17.7	8.2	—	—	94.6	15.5

Примечание. * Запасы надземной фитомассы определялись через 33 года после осушения.

но-сфагновых болотах годичная продукция надземной фитомассы составляет 43—60 % от ее запасов за счет большего участия в растительном покрове травянистых растений, у которых надземные части обновляются ежегодно, на олиготрофных болотах — 37 % (Грабовик, 1985).

Многолетние стационарные исследования динамики растительного покрова мезотрофных болот среднетаежной Карелии после осушения показали разную скорость и направленность сукцессий, а также существенные изменения структуры растительного покрова и биологической продуктивности на пробных площадях с комплексным строением растительного покрова.

Через 5 лет после осушения. На данном этапе осушения в серии сукцессий растительного покрова на месте мезотрофного кочковато-топяного комплекса Sphagneta centrale + Herbeto—Sphagneta subsecundi (пл. 1) сформировался мезотрофный кочковато-равнинный Sphagneta centrale + Herbeta с редкой *Betula pubescens*. В пределах пробной площади увеличилась густота древесного яруса, в основном из березы. На кочках представлены фрагменты различных фитоценозов. Высокие приствольные кочки заняты Betula pubescens—Chamaedaphne calyculata—Sphagnum centrale, более низкие кочки — Chamaedaphne calyculata—Sphagnum centrale + S. angustifolium, а подавляющую часть ковров — заняли сообщества Carex lasiocarpa + + Calamagrostis neglecta—Menyanthes trifoliata (табл. 1). На понижениях в результате уменьшения фитомассы гигрофильных трав и сфагновых мхов, участие которых в растительном покрове сильно сократилось, общие запасы фитомассы снизились до 17.9 ц/га. Запасы фитомассы кочек возросли до 71.1 ц/га, что объясняется увеличением фитомассы кустарничков. Годичная продукция кочек составила 23.7, а на коврах — 15.4 ц/га (табл. 2).

На пл. 3 через 5 лет на месте прежнего кочковато-топяного Sphagneta magellanici + Herbeta болотного комплекса сформировался кочковато-равнинный Mixtofruticuleto—Sphagneta angustifolii + Herbeta. Растительный покров кочек образовали фитоценозы Betula nana + Andromeda polifolia—Sphagnum magellanicum + S. angustifolium, а ковров — фитоценоз Carex lasiocarpa—Menyanthes trifoliata (табл. 1). Из растительного покрова исчезли гипергигрофильные виды *Carex limosa*, *C. rostrata*, *C. chordorrhiza*, *Sphagnum subsecundum*. Доминантные виды остались те же, но изменились их жизненность и проективное покрытие. Запасы фитомассы на понижениях уменьшились по сравнению с запасами до осушения почти в 7 раз (табл. 2). Запасы фитомассы кочек увеличились почти в 2 раза, что объясняется большей экологической пластичностью *Betula nana*, которая при благоприятных экологических условиях образовала здесь значительную надземную фитомассу. Годичная продукция кочек составила 38, понижений — 2.5 ц/га.

Через 13 лет после осушения исследования на 3 пробных площадях показали дальнейшее изменение структуры и биологической продуктивности растительного покрова.

На пл. 1 на месте мезотрофного кочковато-равнинного комплекса Sphagneta centrale + Herbeta с редкой *Betula pubescens* сформировался древесно-травяной фитоценоз Betuleto—Herbeta с кочковато-равнинным микрорельефом. Основным эдификатором растительного покрова является *Betula pubescens*. Растительный покров приствольных кочек образовали фитоценозы Betula pubescens—Chamaedaphne calyculata, а сообщества Chamaedaphne calyculata—Sphagnum centrale +S. angustifolium образуют покров более низких сфагновых кочек. На коврах растительный покров представлен различными микроценозами из разнотравья (табл. 1). Состав древостоя $10Б_{20}$ + С, относительная полнота 0.3. Фитомассу напочвенного покрова определяли на кочках и на коврах. Запасы надземной фитомассы на пл. 1 на сфагновых кочках составили 36.0 ц/га, а на коврах — 252.6 ц/га (табл. 2). Резкое ее увеличение произошло за счет древесного яруса, в напочвенном покрове возросла фитомасса кустарничков и трав и резко снизилась — сфагновых мхов как на кочках, так и на коврах.

На пл. 2 на месте кочковато-западинного слабооблесенного комплекса Sphagneta angustifolii + Herbeta с редкой *Betula pubescens* сформировалось облесенное сообщество Betuleto—Sphagneta angustifolii с эдификатором *Betula pubescens*. Состав древостоя $8Б_{30}2С_{30}$ + Е, относительная полнота 0.7. В результате смыкания верхнего полога и образования лесной подстилки улучшились условия для появления всходов ели и их дальнейшего роста и развития. Анализ картирования и геоботанических описаний позволил выделить следующие фитоценозы и их фрагменты. Растительный покров приствольных кочек представлен фитоценозом Betula pubescens—Chamaedaphne calyculata—Pleurozium schreberi, а на коврах выделяются 2 микроассоциации Carex lasiocarpa—Sphagnum angustifolium и Betula nana—Sphagnum angustifolium (табл. 1).

Запасы надземной фитомассы через 13 лет после осушения на пл. 1 и 2 на кочках составили соответственно 36 и 446.6 ц/га, а ковровая — 252.6 и 45.5 ц/га. Годичная продукция сообщества сфагновых кочек (1 пл.) составила 16.2, а кочек с березой — 36.4 ц/га (2 пл.), а на коврах — древесно-травяных — 38.9 и кустарничково-сфагновых — 17.4 ц/га соответственно (табл. 2). На пл. 1 увеличение произошло в основном за счет древесного яруса, в напочвенном покрове возросла фитомасса кустарничков и трав и резко снизилась сфагновых мхов. На пл. 2 фитомасса также увеличилась в основном за счет древесного яруса, в напочвенном покрове резко снизилась фитомасса трав и мхов.

На пл. 3 на месте кочковато-равнинного Mixtofruticuleto—Sphagneta angustifolii + Herbeta сформировался кочковато-равнинный комплекс Betuleta nanae + Herbeta. Растительный покров кочек представлен фитоценозами Betula nana—Sphagnum angustifolium + S. magellanicum, а ковров — Carex lasiocarpa—S. angustifolium (табл. 1). Запасы фитомассы кочек возросли до 130 ц/га, в основном за счет увеличения надземной фитомассы *Betula nana*, которая усиленно разрастается в связи с улучшением аэрации корнеобитаемого слоя. Фитомасса сфагновых мхов значительно уменьшилась. Вероятно, это связано с ухудшением водного режима и освещения на кочках, в результате чего снижаются жизненность и проективное покрытие сфагновых мхов, начинается их деградация. Значительная годичная продукция на кочках (16 ц/га) объясняется быстрым ростом *Betula nana* и сравнительно большей облиственностью. Основная доля годичной продукции кустарничков приходится на листья (около 80 %). Годичная продукция ковров — 8 ц/га (табл. 2).

Через 25 лет после осушения на пл. 1 на месте прежнего фитоценоза Betuleto—Herbeta с кочковато-равнинным микрорельефом сформировался древесно-травяной Betuleto—Herbeta (табл. 1). Состав древостоя $9Б_{30}1С_{50}$, полнота 0.8, на месте редкой и тонкоствольной березы пушистой формируется смешанный древостой: у березы средняя высота 9.3 м, диаметр 9.6 см, у сосны средняя высота 10.2 м, диаметр 10.1 см, общее число стволов 1991 шт./га, в том числе березы 1849 шт./га, выросшей в основном после осушения. На появление подроста ели под пологом осушенных березняков оказывает существенное влияние напочвенный покров, развитие которого зависит от полноты древостоев, давности осушения и условий местопроизрастания. Так, образование различных производных ассоциаций с доминированием *Calamagrostis neglecta* привело к задернению почвы, которое препятствует появлению и развитию подроста ели. Подтверждением этому свидетельствует отсутствие подроста на данном участке даже через 25 лет после осушения

(Ананьев, Грабовик, 2003). Запасы надземной фитомассы составили 543.8 ц/га. Резкое ее увеличение произошло в основном за счет древесного яруса — 507.7 ц/га, т. е. доля участия древесного яруса, трав и мхов от общих запасов надземной фитомассы составляет 93.4, 3.2 и 3.4 %. Через 30 лет после осушения происходит дальнейшее изреживание напочвенного покрова, что сказывается на запасах надземной фитомассы трав и мхов, которые составляют соответственно 15.6 и 10.3 ц/га, запасы древесного яруса возрастают до 609.6 ц/га (табл. 2).

На пл. 2 облесенное сообщество Betuleto—Sphagneta angustifolii с эдификатором *Betula pubescens* трансформировалось в березово-травяное Betuleto—Herbeta. Анализ картирования и геоботанических описаний позволил выделить следующие фитоценозы и их фрагменты. Растительный покров приствольных кочек представлен фитоценозом Betula pubescens—Pleurozium schreberi + Hylocomium splendens (табл. 1). На коврах в результате дальнейшего смыкания верхнего полога травяно-кустарничковый ярус изреживается и проективное покрытие не превышает 35 %. Отдельные лесные виды, такие как *Dryopteris carthusiana*, *Pyrola rotundifolia*, *Rubus arcticus*, образуют небольшие куртины. Болотные виды *Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata* выпадают. Сфагновый покров изреживается. Формируется лесная подстилка из опавших листьев березы. Состав древостоя $10Б_{45}$ ед.Е, С, относительная полнота — 1.3. Средняя высота березы составляет 12.3 м, а средний диаметр 12.0 см, средняя высота ели 5.2 м, средний диаметр 6.7 см, общее число стволов 2011 шт./га, в том числе березы 1978 шт./га. По данным учета установлено, что под пологом исследуемого древостоя через 25 лет после осушения насчитывается 3.5 тыс. экз./га жизнеспособного елового подроста. При наличии такого количества подроста и высокой встречаемости его (68 %) в дальнейшем при условии устойчивой работы осушительной сети исследуемые короткопроизводные осушенные березняки (продолжительность существования первого поколения березы 70—80 лет) переформировываются в длительнопроизводные еловые насаждения нормальной производительности (Ананьев, Грабовик, 2003). Присутствие естественного возобновления ели под пологом короткопроизводных лиственных насаждений будет способствовать в дальнейшем переформированию их в длительнопроизводные еловые насаждения. Запасы надземной фитомассы древесного яруса составляют 968.7 ц/га, т. е. доля участия древесного яруса, кустарничков, трав и мхов от общих запасов надземной фитомассы составляет 96.0, 1.3, 2.5 и 0.1 % соответственно. Через 30 лет после осушения запасы надземной фитомассы древостоя составляют 1036 ц/га, запасы кустарничков, трав и мхов уменьшились (табл. 2).

На 3 пл. через 33 года сформировалось ерниково-сфагновое (Betula nana—Sphagnum angustifolium) сообщество с мозаичной структурой (табл. 1), обусловленной размерами клонов *Betula nana*, с редким (сомкнутость 0.2) древесным ярусом из сосны высотой до 4 м. Состав древостоя $9С_{20}1Б_{20}$. Поселение сосны началось здесь через 10—13 лет после осушения, общее число стволов здесь насчитывается до 1103 экз./га, в том числе сосны 937, березы — 166 экз./га, в последние годы появилось естественное возобновление ели до 400 экз./га. Произошло сглаживание микрорельефа и расселение *Sphagnum angustifolium* по бывшим топким мочажинам. Изменения состава флоры участка направлены в сторону полного исчезновения или снижения жизненности гигрофильных трав и мхов. Полностью исчезли *Carex limosa*, *C. chordorrhiza*, *Sphagnum subsecundum*, снизились жизненность и обилие большинства болотных видов кустарничков и трав, и только *Andromeda polifolia* и особенно *Betula nana* обильно разрослись после осушения. Произошло вселение новых видов мхов (*Dicranum polysetum*, *Polytrichum alpestre*, *P. gracile*). Запасы надземной фитомассы составили 94.6 ц/га, в основном за счет *Betula nana* и мхов

(*Sphagnum angustifolium*) (табл. 2), в то же время необходимо отметить, что фитомасса *Betula nana* уменьшилась почти в 2 раза по сравнению с фитомассой через 13 лет после осушения (ранее фитомасса была 111 ц/га), а через 33 года — 61 ц/га. Эти цифры свидетельствуют о том, что стволики *Betula nana* постоянно погребаются нарастающим сфагновым ковром и переходят в подземную фитомассу. Появление молодых побегов практически не наблюдается, годичный прирост и доля зеленой массы заметно снижается и составляет 5 ц/га, общая годичная продукция ковров — 15.5 ц/га (табл. 2).

Выводы

Проведенные исследования дают представление о динамическом процессе, происходящем в растительном покрове мезотрофных травяно-сфагновых болот в течение 33 лет после осушения. При осушении изменяется почвенно-гидрологический режим, что приводит к смене растительного покрова. На изменение режима увлажнения наиболее чутко реагируют сфагновые мхи, особенно гипергигрофильные виды, которые из растительного покрова выпадают уже в первые годы после осушения. Травяно-кустарничковый и моховой ярусы наглядно отражают изменения не только почвенно-гидрологического режима, но они не менее чувствительны и к изменениям, происходящим под влиянием осушения в древесном ярусе. Через 30 лет после осушения изменяется структура растительного покрова, происходит выравнивание микрорельефа, сукцессионный процесс идет в сторону мезофитизации сообществ по сравнению с исходными. Процессы естественного облесения мезотрофных болот протекают по-разному: наиболее существенные преобразования происходят на мезотрофных кочковато-топяных Sphagneta centrale + Herbeto—Sphagneta subsecundi и слабооблесенных кочковато-западинных Sphagneta angustifolii + Herbeta (с редкой *Betula pubescens*) комплексах, где до осушения в растительном покрове присутствовали древесные породы. Сравнение запасов фитомассы спустя 30 лет после осушения показало, что, несмотря на изменившиеся соотношения площадей, занимаемых кочками и коврами, надземная фитомасса значительно увеличилась в древесно-травяных растительных сообществах и мало изменилась в кустарниково-сфагновых.

Благодарности

Автор признателен О. Л. Кузнецову за плодотворную дискуссию и ценные замечания при обсуждении результатов, а также Н. В. Стойкиной и Е. Л. Талбонен за помощь в полевых работах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 300—447.

Ананьев В. А., Грабовик С. И. Влияние напочвенного покрова на возобновление ели в березняках на осушенных болотах // Эколого-экономические аспекты гидролесомелиорации: Сб. науч. тр. Института леса Национальной академии наук Беларуси. Гомель, 2003. Вып. 58. С. 89—91.

Биогеоценологическое изучение болотных лесов в связи с опытной гидромелиорацией. М., 1982. 208 с.

Боч М. С., Мазинг В. В. Экосистемы болот СССР. Л., 1979. 186 с.

Валетов В. В. Фитомасса и первичная продукция безлесных и лесных болот. Ч. I. Минск, 1992. 218 с.; Ч. II. Минск, 1992. 179 с.

Галкина Е. А. Черты сходства и отличия между классификацией торфяных месторождений и классификаций болотных урочищ // Учен. записки Тарт. гос. ун-та. 1963. Вып. 145. С. 35—45.

Грабовик С. И. Изменение растительного покрова олиготрофной грядово-мочажинной фации под влиянием осушения // Вопросы экологии растительности болот, болотных местообитаний и торфяных залежей. Петрозаводск, 1985. С. 48—59.

Грабовик С. И. Динамика растительного покрова болотных массивов мезотрофного травяно-сфагнового типа под влиянием осушения // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 12. С. 1752—1768.

Грабовик С. И. Изменение биологической продуктивности мезотрофных болот под влиянием осушения // Методы исследований болотных экосистем таежной зоны. Л., 1991. С. 28—41.

Грабовик С. И. Биологическая продуктивность грядово-мочажинных комплексов болот Северной Карелии // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 2. С. 127—132.

Грабовик С. И. Динамика растительного покрова и биологической продуктивности сосняка кустарничково-осоково-сфагнового под влиянием осушения // Биоразнообразие, динамика и охрана болотных экосистем восточной Фенноскандии. Петрозаводск, 1998. С. 63—72.

Грабовик С. И. Особенности формирования березовых сообществ на мезотрофных травяно-сфагновых болотах под влиянием осушения // Болота и заболоченные леса в свете задач устойчивого природопользования. Материалы совещания. М., 1999. С. 109—111.

Гузлена А. Д. Изменения растительного покрова низинного болота Бейбежи под влиянием осушения и освоения // Уч. зап. Тарт. гос. ун-та. Тарту, 1963. Вып. 145. № 7. С. 298—305.

Елина Г. А. Типы болот Шуйской равнины // Стационарное изучение болот и заболоченных лесов в связи с мелиорацией. Петрозаводск, 1977. С. 5—19.

Елина Г. А., Кузнецов О. Л. Биологическая продуктивность болот Южной Карелии // Стационарное изучение болот и заболоченных лесов в связи с мелиорацией. Петрозаводск, 1977. С. 105—123.

Елина Г. А., Кузнецов О. Л., Максимов А. И. Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л., 1984. 128 с.

Елисеева В. М. О путях сельскохозяйственного освоения низинных болот таежной зоны Томской области. Томск, 1963. 110 с.

Елисеева В. М. К вопросу об изменении естественной растительности под влиянием осушения. Изв. Томск. отд. Всесоюзн. Ботан. о-ва, 1964. Т. 5. С. 85—87.

Ефремов С. П. Пионерные древостои осушенных болот. Новосибирск, 1987. 248 с.

Казимиров Н. И., Зябченко С. С., Иванчиков А. А. Таблицы для оценки древесного сырья в лесах Карелии. Петрозаводск, 1978. 25 с.

Медведева В. М. Формирование лесов на осушенных землях среднетаежной подзоны. Петрозаводск, 1989. 168 с.

Ниценко А. А. Наблюдения над изменениями растительного покрова под влиянием осушения // Бот. журн. 1951. Т. 36. № 4. С. 349—355.

Платонов Г. М. Смена растительности болот под влиянием осушения // Взаимоотношения леса и болота. М., 1967. С. 128—140.

Программа и методика биогеоценологических исследований. М., 1966. 334 с.

Саковец В. И., Гаврилов В. Н. Лесообразовательные процессы на осушенных болотах Карелии. Петрозаводск, 1994. 102 с.

Саковец В. И., Германова Н. И., Матюшкин В. А. Экологические аспекты гидролесомелиорации в Карелии. Петрозаводск, 2000. 155 с.

Федорчук В. Н., Мельницкая Г. Б., Захаров Е. В. Определение типов производных лесов. Методические указания. Л., 1981. 46 с.

Хейкурайнен Л. Болота: Перевод с финск. М., 1983. 40 с.

Юнатов А. А. Заложение экологических профилей и пробных площадей // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 7—36.

Юрковская Т. К. Изменение растительного покрова переходных болот Южной Карелии под влиянием осушения // Учен. зап. Тарт. гос. ун-та. 1963. Вып. 145. С. 337—345.

Laine J. Metsaojitettujen soiden luokittelu. (English summary: Classification of peatlands drained for forestry) // Suo. 1989. N 40. P. 37—51.

SUMMARY

The results of 33-years' researches on dynamics of biological productivity and structure of vegetation cover of mesotrophic grass-sphagnum mires under the influence of drainage are presented by the example of three sample plots. The long-term stationary studies have shown different rate and direction of succession. Drainage of mesotrophic mires results in significant decrease in the share of basic peat-forming plants in overground phytomass, and in increase of the role of arboreal plants. The most significant transformations occur in the areas where arboreal plants were present in vegetation cover before drainage.

УДК 581.55 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 5

© **В. Х. Лебедева, М. Ю. Тиходеева, В. С. Ипатов**

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ ДЕРЕВЬЕВ НА НАПОЧВЕННЫЙ ПОКРОВ В БЕРЕЗНЯКАХ ЧЕРНИЧНЫХ

V. Ch. LEBEDEVA, M. Y. TIKHODEYEVA, V. S. IPATOV.

COMPARATIVE ESTIMATION OF DIFFERENT TREE SPECIES INFLUENCES ON THE SOIL COVER IN BILBERRY BIRCH FORESTS

Санкт-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
Тел. (812) 3281472
E-mail: ipatov@op5241.spb.edu
Поступила 11.12.2006

Приводится сравнительная оценка степени воздействия деревьев на виды напочвенного покрова в 3 березняках черничных (Ленинградская и Псковская области). С помощью показателя напряженности фитогенного поля, учитывающего параметры дерева и его кроны и расстояние до объекта воздействия, проведен анализ силы воздействия разных пород деревьев (берез и елей) на сквозистость, количество березового и хвойного опада и виды травяно-кустарничкового и мохового ярусов. С помощью методов корреляционного и дисперсионного анализов выделены группы видов, приуроченных к разным типам микрорельефа, проведена сравнительная оценка суммарного воздействия факторов биотопа (сквозистости и опада) и совокупного влияния видов на отдельные виды трав, кустарничков и мхов.

Ключевые слова: взаимоотношения растений, фитогенное поле, березняк черничный.

Вопрос о преобразовании деревьями экотопа в биотоп и реакции растений нижних ярусов на эти изменения, а также оценке степени воздействия деревьев разных пород на виды травяно-кустарничкового и мохового ярусов интересовал многих авторов. В процессе изучения фитогенных полей сосен, елей и берез в лесных сообществах была произведена оценка изменения факторов среды под кронами деревьев (освещенности, температуры воздуха и почвы, количества осадков, влажности и богатства почвы), микробиологической активности почвы, показана реакция растений на эти изменения, предложены методы количественной оценки эдификаторной силы деревьев и напряженности фитогенного поля древостоя (Сахарова, 1964; Аболинь, 1974; Лащинский, 1975; Тархова, Ипатов, 1975; Маслов, 1986; Котов, 1982, 1983; Ипатов, Кирикова, 1990; Ястребов, 1993; Дмитриева, 2001; Санникова, Локосова, 2001; Татарников, 2003; Vellak et al., 2003; Zvereva, Kozlov, 2004 и др.). Нами также был внесен вклад в изучение силы воздействия деревьев различных пород в ельнике и сосняке чернично-зеленомошных (Лебедева и др., 2005, 2006). В настоящей статье продолжено более подробное рассмотрение вопроса о сравнении влияния древесного полога и отдельных пород деревьев на условия биотопа и виды травяно-кустарничкового и мохового ярусов в березняках черничных.

Березняки черничные являются типичной стадией автогенной сукцессии при восстановлении ельника чернично-зеленомошного. Черничные березняки (Myrtillo—Betuletum) — широко распространенная ассоциация березовых лесов, в которой выделяются луговиковые, бедные черничные и богатые черничные березняки

(Василевич, 1996). По А. А. Ниценко (1972), березняки черничные — одна из распространенных ассоциаций мезофильных березняков средних почв. Развиваются они на супесчаных или суглинистых свежих почвах в средних условиях рельефа. Древостой образован березой с примесью сосны и елью во втором ярусе. В напочвенном покрове доминирует *Vaccinium myrtillus* L., при обогащении почвы без осветления появляются виды свиты кисличных ельников *Oxalis acetosella* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt и др., на осветленных участках возрастает обилие *Avenella flexuosa* (L.) Drej., *Melampyrum pratense* L., *Solidago virgaurea* L., *Lusula pilosa* (L.) Willd. А. А. Ниценко (1955) в черничном цикле березняков выделяет 4 группы ассоциаций: березняки черничные, чернично-луговиковые, чернично-луговиково-вейниковые и луговиково-вейниковые. В этом ряду происходит вытеснение черники и ее спутников травянистыми видами. Увеличение освещенности и влияние опада березовых листьев способствуют внедрению светолюбивых трав и переходу почвенного процесса от подзолистого типа к дерновому, что приводит к увеличению мощности гумусового горизонта и повышению плодородия почв. Флора березняков весьма разнообразна и состоит из бореальных таежных (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* L., *Avenella flexuosa*, *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea* L., *Linnaea borealis* L.), неморальных и неморально-бореальных (*Stellaria holostea* L., *Milium effusum* L., *Melica nutans* L., *Rubus saxatilis* L.), а также опушечно-полянных и луговых видов (*Angelica sylvestris* L., *Geranium sylvaticum* L., *Fragaria vesca* L., *Vicia sepium* L., *Hieracium umbellatum* L., *Veronica hamaedrys* L. и др.) (Ниценко, 1972; Дегтева, 2001).

Материалы и методы

Работа проводилась на 3 участках в березняках черничных. Первые 2 были заложены в березняках, развившихся на первой озерной террасе в юго-восточной части о-ва Коневец (Ладожское оз., Ленинградская обл.). Поверхность террасы сложена песчано-валунными отложениями, на которых сформировались грубогумусовые поверхностные подзолы. Почвенный профиль выражен слабо: под 2-сантиметровым слоем подстилки следует небольшая до 3 см оподзоленная прослойка A_1A_2, непосредственно под которой залегает гумусово-железо-иллювиальный горизонт АВ, постепенно переходящий на глубине 20 см в песок. Третий участок был заложен в березняке в Гдовском р-не Псковской обл. в окрестностях д. Большие Белки. Он также расположен на поверхностно-подзолистых почвах, которые, в свою очередь, развились на озерно-ледниковых песчаных отложениях. По мнению О. Г. Чертова (1981), вне зависимости от природы происхождения песков на Карельском перешейке Ленинградской обл. и на севере Псковской обл. прослеживается определенное сходство в генезисе песчаных почв и характере развития на них растительности. Нами были зафиксированы различия в том, что для почвенного профиля псковского березняка характерна бóльшая мощность подстилки (около 4 см) и лучше развит горизонт A_1A_2, его мощность около 6 см, а гумусо-иллювиальный процесс и горизонт АВ выражены слабо.

Первый ярус **древостоя** исследуемых участков представлен 70-летними березами (табл. 1). Второй ярус в березняках на о-ве Коневец (1 и 2) представлен одиночными елями и березами второго поколения, не образующими сомкнутого полога. Во втором ярусе первого участка произрастают 70-летние ели высотой до 18 м, а на втором участке — 50-летние ели высотой до 11 м. Очевидно, на первом участке ели появились в древостое вместе с березой на месте зарастающей вырубки, а на вто-

ТАБЛИЦА 1

Характеристика древостоя и подроста березняков

Порода	Возраст, лет	Число деревьев, шт./га	Высота, м средняя (макс.)	Диаметр, см средний (макс.)	Диаметр кроны, м	Число подроста, шт./га
Березняк 1						
Береза						
I ярус	70	475	23 (25)	29 (41)	4—6	2450
II ярус	45	175	15 (18)	14 (19)	2.5—4	
Ель						
I ярус	70	125	15 (18)	15 (21)	2—3.5	1800
II ярус	30	600	5 (8)	6 (8)	1.2—2	
Березняк 2						
Береза						
I ярус	70	400	24 (28)	29 (42)	5—7	775
II ярус	35	575	14 (18)	13 (19)	3—4.5	
Ель						
I ярус	50	250	8 (11)	9 (13)	2—3.5	975
II ярус	25	350	4 (6)	5 (6.5)	1.5—2.5	
Березняк 3						
Береза						
I ярус	70	425	27 (31)	32 (49)	6—8.5	100
II ярус	45	500	17 (21)	19 (23)	4—5	
Ель						1800

ром — они стали развиваться только после формирования древесного березового полога. В псковском березняке (3) березы отличаются большей мощностью: они выше, их стволы толще, а кроны более обширные, тогда как ель в полог древостоя не входит и ее участие ограничивается лишь подростом. Подрост во всех 3 березняках представлен елью и березой. В березняках 1 и 2 кроны елочек подроста асимметричные и подняты над землей примерно до середины ствола. Оценивая жизненность подроста, следует отметить, что лучше всего еловый подрост развит на третьем участке: средняя высота елочек 120 см, диаметр стволика 2.5 см, кроны у елочек формируются ровные широкопирамидальные с нижними ветвями, касающимися земли.

Для **напочвенного покрова** характерно преобладание видов травяно-кустарничкового яруса: *Vaccinium myrtillus* (березняк 1), *Vaccinium myrtillus*, *Avenella flexuosa*, *Oxalis acetosella*, *Stellaria holostea* (березняк 2) и *Vaccinium myrtillus*, *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth (березняк 3). В небольшом обилии везде присутствуют виды таежного мелкотравья — *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis*. Флористический состав третьего березняка обогащен за счет более светолюбивых видов (*Fragaria vesca*, *Rubus saxatilis*, *Convallaria majalis* L., *Veronica chamaedrys*), что связано с большей освещенностью, близостью дороги и вырубки. Участие зеленых мхов невелико и представлены они *Brachythecium salebrosum* (Web. et Mohr) B. S. G., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt, *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G., *Dicranum polysetum* Sw., *D. scoparium* Hedw., *Tetraphis pellucida* Hedw., *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske и др.

В березняках по традиционной для нас методике закладывались пробные площади 20 × 20 м, на которых с помощью координатной сетки фиксировалось положение деревьев и подроста, определялись их высота и диаметр ствола, высота прикрепления кроны, вертикальная и горизонтальная проекция кроны. Также проводились подробные описания напочвенного покрова на площадках 0.1 м^2 с указанием проективного покрытия видов, общего количества опада, процентного соотношения хвойного и березового опада, особенностей микрорельефа, таких как фон — ровные участки вне крон деревьев, повышения, край елового подроста, под елями, пристволовые повышения деревьев и пни. Для оценки освещенности проводилось измерение сквозистости древесного полога с помощью сквозистомера (Ипатов и др., 1977). Значение средней сквозистости получалось из усреднения 5 боковых измерений под углом 45° и измерения в зените. Всего было описано 700 площадок.

С помощью дисперсионного и корреляционного анализов подсчитывались значения квадратов корреляционных отношений, коэффициентов корреляции Пирсона и оценивались сила влияния и теснота связей напряженности фитогенного поля древостоя в целом и по породам отдельно, а также опада и сквозистости на виды напочвенного покрова в различных березняках. Расчет напряженности фитогенного поля древостоя (F) проводился при помощи специальной компьютерной программы с учетом морфометрических характеристик каждого дерева и расстояния до площадки по следующей формуле:

$$F = \sum^{n} \frac{dD(H - h)}{hL^2},$$

где d — диаметр ствола, D — диаметр кроны, H — высота дерева, h — высота прикрепления кроны, L — расстояние до площадки.

При изучении связей между видами для исключения влияния фактора микрорельефа в дисперсионном анализе использовались только фоновые площадки. Для различных градаций микрорельефа подсчитывалась достоверность различий средних проективных покрытий видов, опада и сквозистости. По результатам корреляционного и дисперсионного анализа, а также по достоверно различающимся средним значениям покрытий видов на разных типах местообитаний виды разбивались на группы, отражающие их ценотические предпочтения.

Результаты и обсуждение

Для подтверждения возможности сравнения березняков была проведена оценка степени их флористического сходства с помощью коэффициента Съеренсена: между первым и вторым березняками флористическое сходство оказалось высоким и составило 70 %, тогда как между первым и третьим — 43, вторым и третьим — 45 %. Снижение флористического сходства объясняется большим числом лугово-опушечных видов в березняке 3, что, возможно, связано с историей формирования данного сообщества. Также было показано увеличение индекса биотической дисперсии Коха по числу видов и по проективному покрытию в ряду березняк 1—2—3, что связано с увеличением числа видов и мозаичности напочвенного покрова (табл. 2). Анализ экологического фона с помощью подсчета средних из медиан экологических шкал произрастающих видов по значению «обильно» по Л. Г. Раменскому (Раменский и др., 1956) показал близкое сходство березняков 1 и 2 и незначительное отклонение 3-го в сторону большей сухости и богатства почвы (табл. 2).

Проведенный анализ древостоя, флористического состава и обилия видов напочвенного покрова, почвенных условий и положения в рельефе позволяет гово-

ТАБЛИЦА 2

Характеристика березняков по индексу биотического разнообразия Коха и по экологическим шкалам Раменского

Показатели		Березняк 1	Березняк 2	Березняк 3
Индекс Коха	По числу видов	29	26	24
	По проективному покрытию	48	28	31
Среднее из медиан по значению «обильно»	По увлажнению	71.6	71.9	69.7
	По богатству	5.4	5.5	5.7

рить о достаточном сходстве рассмотренных березняков, отнесении их к разным группам ассоциаций черничного цикла и вариантам стадий восстановления ельника чернично-зеленомошного в сходных условиях экотопа, что дает возможность проводить сравнение ценотических закономерностей их устройства.

Березняк 1 характеризуется невысокими значениями напряженности фитогенного поля древостоя с бо́льшим влиянием елей (табл. 3). Ели и березы здесь одного возраста, причем важно, что у елей выражено пристволовое повышение. Общее влияние древостоя складывается из часто разнонаправленного влияния разных древесных пород. Так, проведенный анализ показал, что ***напряженность фитогенного поля елей*** положительно влияет на проективные покрытия *Oxalis acetosella*, *Stellaria holostea*, *Maianthemum bifolium* и *Trientalis europaea* (эти виды связаны между собой положительными корреляционными связями), а также с *Linnaea borealis* (табл. 3, рис. 1). Достоверный максимум обилия на пристволовом повышении ели дает *Oxalis acetosella* (табл. 4). Возможно, что положительные связи между видами вызваны не влиянием видов друг на друга, а одинаковым влиянием на них елей. Таким образом, выраженное пристволовое повышение ели благоприятно для развития ряда травянистых видов, что связано, очевидно, с мощно развитой подстилкой и хорошими условиями дренажа и достаточно высоко посаженной кроной, не слишком затеняющей почву. Сходную закономерность мы получили в ельнике, когда были обнаружены парадоксальная отрицательная связь видов травяно-кустарничкового яруса со сквозистостью и обильное развитие *Oxalis acetosella* и *Linnaea borealis* по выступающим корням мощных елей (Лебедева и др., 2005). Ничего подобного нельзя сказать о еловом подросте: низко посаженные кроны не благоприятны для развития видов травяно-кустарничкового яруса (табл. 4). Что касается других видов, то *Vaccinium myrtillus* развивается равномерно и обильно везде, *Avenella flexuosa* — на открытых фоновых участках, причем оба вида снижают обилие в понижениях и под еловым подростом. В целом виды травяно-кустарничкового яруса не зависят от количества опада и наиболее обильны на открытых и возвышенных участках и особенно на пристволовых повышениях ели.

Напряженность фитогенного поля берез отрицательно влияет на количество опада (здесь мы еще не разделяли хвойный и березовый опад), проективное покрытие трав и кустарничков, но положительно — на покрытие мхов в целом и на отдельные виды, такие как *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *Polytrichum commune* L. (табл. 3). Максимального обилия мхи достигают на повышениях микрорельефа, пристволовых повышениях берез и пнях, там, где меньше угнетающего их опада. Интересно, что в ельнике виды мхов отрицательно связаны друг с другом, здесь же *Pleurozium schreberi* дает положительные связи с указанными видами мхов (значения коэффициентов корреляции 0.18; 0.19; 0.18 соответственно). Очевидно, их сводит вместе фактор микрорельефа, сопряженный с уменьшением количества опада.

ТАБЛИЦА 3

Влияние напряженности фитогенных полей деревьев, сквозистости и опада в березняках

	Березняк 1 (153 пл.)					
			напряженность фитогенного поля древостоя	напряженность фитогенного поля елей	напряженность фитогенного поля берез	опад
Среднее проективное покрытие, встречаемость, квадрат корреляционного отношения	среднее	встречаемость	h^2	h^2	h^2	h^2
Напряженность фитогенного поля древостоя	1.2			**(+)0.66**	**(+)0.15**	**0.11**
Напряженность фитогенного поля елей	0.9		**(+)0.73**			0.04
Напряженность фитогенного поля берез	0.4		**(+)0.67**	0.01	0.01	**(+—)0.51**
Сквозистость в зените						
Сквозистость средняя						
Опад	88	100	**(+)0.11**	(+)0.02	**(—)0.14**	
Опад хвойный						
Опад березовый						
Общее проективное покрытие	54	100	0.06	0.01	(—)0.03	0.08
Травяно-кустарничковый ярус	53	100	**0.10**	0.01	**(—)0.06**	**(—+)0.14**
Моховой ярус	12	91	**0.15**	(—)0.02	**(+)0.17**	**(—)1.00**
Vaccinium myrtillus	45	95	**(—)0.18**	(—)0.04	**(—)0.04**	(—+)0.11
Vaccinium vitis-idaea	1	14	(—)0.03	(—)0.02	(—)0.02	0.05
Linnaea borealis	0.5	14	**(+)0.29**	**(+)0.15**	0.00	0.03
Avenella flexuosa	5	74	(—)0.04	(—)0.05	(—)0.01	(+)0.07
Trientalis europaea	0.3	24	0.02	0.03	0.01	0.05
Meiampyrum pratense	0.1	8	0.03	0.01	0.00	0.03
Maianthemum bifolium	3	64	**(+)0.18**	**(+)0.10**	(—)0.01	***(+)0.14***
Oxalis acetosella	3	61	**(+)0.40**	**(+)0.41**	0.00	(+)0.05
Stellaria holostea	0.4	19	**(+)0.24**	**(+)0.34**	(—)0.01	(+)0.03
Dryopteris carthusiana	0.4	3	0.04	0.03	0.00	0.04
Pleurozium schreberi	1	7	**(+)0.76**	(—)0.01	**(+)0.76**	**(—)0.35**
Dicranum polysetum	3	11	***0.09***	(—)0.01	**(+—)0.06**	**(+—)0.30**
Dicranum scoparium	1	18	0.04	(—)0.03	**(+)0.05**	**(—)0.49**

Hylocomium splendens	1	6	0.02	(—)0.02	0.00	**(—)0.85**
Polytrichum commune	0.4	7	**(+)0.17**	(—)0.01	**(+)0.14**	**(—)0.19**
Brachythecium salebrosum	4	62	0.02	(—)0.01	0.01	**(—)0.16**

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

	Березняк 2 (400 пл.)							
			напряженность фитогенного поля древостоя	напряженность фитогенного поля елей	напряженность фитогенного поля берез	сквозистость средняя	опад хвойный	опад березовый
Среднее проективное покрытие, встречаемость, квадрат корреляционного отношения	среднее	встречаемость	H^2	h^2	h^2	h^2	h^2	h^2
Напряженность фитогенного поля древостоя	6.5			**(+)0.88**	(+)0.07	**(—)0.18**	**(+)0.15**	**(—)0.14**
Напряженность фитогенного поля елей	3.5		**(+)0.98**		(—)0.02	**(—)0.20**	**(+)0.15**	**(—)0.13**
Напряженность фитогенного поля берез	2.6		**(+)0.81**	(—)0.07		**(—)0.20**	0.03	0.03
Сквозистость в зените	38		**(—)0.31**	**(—)0.20**	0.06	**(+)0.83**	**(—)0.25**	**(+)0.25**
Сквозистость средняя	20		**(—)0.33**	**(—)0.18**	0.09		**(—)0.34**	**(+)0.33**
Опад	85	100	(+)0.10	(+)0.09	0.06	(—)0.09	**(+)0.10**	**(—)0.16**
Опад хвойный	21	96	**(+)0.26**	**(+)0.18**	(—)0.07	**(—)0.40**		**(—)0.97**
Опад березовый	79	100	**(—)0.26**	**(—)0.18**	(—)0.07	**(+)0.40**	**(—)1.00**	
Общее проективное покрытие	61	100	**(—)0.22**	**(—)0.21**	(+)0.06	**(+)0.18**	**(—)0.26**	**(+)0.28**
Травяно-кустарничковый ярус	57	100	**(—)0.24**	**(—)0.25**	(+)0.06	**(+)0.18**	**(—)0.21**	**(+)0.21**
Моховой ярус	22	83	(—)0.10	(—)0.09	(+)0.07	**(+)0.14**	**(—)0.23**	**(+)0.22**
Vaccinium myrtillus	13	37	(—)0.08	(—)0.03	***(+—)0.10***	**(+)0.16**	(—)0.02	(+)0.03
Vaccinium vitis-idaea	2	18	(—)0.11	(—)0.03	(—)0.02	0.07	0.03	0.03
Linnaea borealis	1	12	(—)0.07	(—)0.03	(—)0.02	**(+)0.16**	0.02	0.02
Avenella flexuosa	15	75	**(—)0.16**	**(—)0.15**	(+)0.07	**(+)0.24**	**(—)0.25**	**(+)0.22**
Melampyrum pratense	9	50	(—)0.10	(—)0.09	(+)0.07	**(+)0.19**	**(—)0.13**	**(+)0.14**
Maianthemum bifolium	7	73	(—)0.09	(—)0.07	0.07	**(—+)0.12**	**(—)0.10**	**(+)0.11**
Oxalis acetosella	17	98	(+)0.12	**(+)0.16**	(+)0.07	**(—)0.16**	**(+)0.10**	**(+—)0.09**

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

	Березняк 2 (400 пл.)							
			напряженность фитогенного поля древостоя	напряженность фитогенного поля елей	напряженность фитогенного поля берез	сквозистость средняя	опад хвойный	опад березовый
Среднее проективное покрытие, встречаемость, квадрат корреляционного отношения	среднее	встречаемость	H^2	h^2	h^2	h^2	h^2	h^2
Stellaria holostea	10	65	**(—+)0.15**	(—+)0.09	(+)0.05	**(+)0.15**	(—)0.03	(+)0.04
Dryopteris carthusiana	1	3	(—)0.05	(—)0.01	**(+—)0.12**	**0.15**		
Milium effusum	2	12	0.08	(—)0.01	0.05	**(+)0.13**	**(—)0.08**	(+)0.06
Pleurozium schreberi	3	16	(—)0.05	(—)0.03	0.02	0.07	**(—)0.04**	(—+)0.05
Dicranum polysetum	0.2	3	(—)0.09	(—)0.02	0.07	**(+)0.10**	(—)0.02	(+)0.03
Dicranum scoparium	4	26	(—)0.02	(—)0.03	(—)0.02	**(+)0.14**	(—)0.00	(+)0.05
Hylocomium splendens	3	7	(—)0.03	(—)0.03	0.01	**(+)0.10**	(—)0.03	(+)0.02
Brachythecium salebrosum	11	60	**(—)0.15**	**(—)0.11**	**(+)0.17**	**(+)0.28**	**(—)0.20**	**(+)0.17**

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

	Березняк 3 (100 пл.)							
			напряженность фитогенного поля древостоя	напряженность фитогенного поля елей	напряженность фитогенного поля берез	сквозистость средняя	опад хвойный	опад березовый
Среднее проективное покрытие, встречаемость, квадрат корреляционного отношения	среднее	встречаемость	h^2	h^2	h^2	h^2	h^2	h^2
Напряженность фитогенного поля древостоя	1.3			**(+)0.16**	**(+)0.81**	(+)0.08	**(+)0.18**	(—)0.13
Напряженность фитогенного поля елей	0.5		**(+)0.82**		0.06	0.12	**(+)0.29**	**(—)0.29**

Напряженность фитогенного поля берез	0.8		**(+)0.91**	0.01		(+)0.08	**(+)0.13**	**(—)0.13**
Сквозистость в зените	29		0.11	***(—)0.08***	0.05	**(+)0.59**	0.03	0.03
Сквозистость средняя	25		0.13	***(—)0.09***	0.08		(—)0.07	(+)0.07
Опад	75	100	(+)0.08	(+)0.06	0.04	(+)0.10		0.04
Опад хвойный	32	100	**(+)0.30**	***(+)0.07***	**(+)0.20**	(—)0.07		**(—)0.97**
Опад березовый	68	100	**(—)0.30**	***(—)0.08***	**(—)0.21**	(+)0.07	**(—)0.97**	
Общее проективное покрытие	64	100	**(—+)0.23**	**(—)0.22**	(—+)0.11	0.05	**(—)0.17**	**(+)0.17**
Травяно-кустарничковый ярус	52	100	**(—+)0.17**	**(—)0.14**	0.15	**0.15**	0.08	0.08
Моховой ярус	47	99	***(—+)0.14***	(—)0.06	0.09	**(—)0.13**	**(—+)0.12**	**(—+)0.12**
Vaccinium myrtillus	15	64	**(+)0.18**	0.04	**(+)0.24**	**(+)0.31**	(—+)0.07	(—+)0.07
Vaccinium vitis-idaea	7	76	(—)0.13	(—)0.02	(+—)0.09	(+)0.09	**(—)0.12**	**(+)0.12**
Linnaea borealis			(—)0.05					
Avenella flexuosa	8	46	(—)0.04	0.02	(—)0.03	(—)0.13	0.03	0.03
Trientalis europaea	4	64	0.04	0.03	(—)0.09	(+)0.10	(—)0.08	(+)0.08
Melampyrum pratense	0.3	5	0.06	(—)0.01	0.04	(+)0.12	0.06	0.06
Maianthemum bifolium	0.1	2		(—)0.07	0.11	0.02	0.02	0.02
Calamagrostis arundinaceae	14	61	(—+)0.06	0.03	(—)0.03	0.08	0.03	0.03
Polygonatum odoratum	3	25	(—)0.04	(—)0.02	(—)0.03	(—)0.06	0.03	0.03
Fragaria vesca	5	54	(—+)0.08	(—)0.05	(—+)0.05	**(+)0.22**	***(—)0.09***	***(+)0.09***
Rubus saxatilis	6	43	(—)0.07	0.05	(—)0.04	**(—)0.22**	0.03	0.03
Convallaria majalis	3	19	(—)0.04	(—)0.01	(—)0.03	**(+—)0.34**	0.06	0.06
Solidago virgaurea	1	16	(—)0.14	(—)0.05	(—)0.08	***(—+)0.13***	0.02	0.02
Pleurozium schreberi	23	65	(—+)0.07	0.01	(—+)0.04	(+—)0.10	0.05	0.05
Dicranum polysetum	4	18	(—)0.04	0	(—)0.04	**(—)0.07**	**(—)0.14**	**(+)0.14**
Dicranum scoparium	1	3	**(+)0.42**	0	**(+)0.34**	0.11	0.02	(—)0.02
Hylocomium splendens	6	18	0.04	0.03	(—)0.02	**(—+)0.18**	(—)0.08	(+)0.08
Polytrichum commune								
Brachythecium salebrosum	13	64	(+)0.09	0.06	(+)0.09	(—)0.11	(—+)0.08	0.08

Примечание. Влияющий фактор расположен в верхней строке, вид или фактор, на который влияют — в левом столбце; значения квадратов корреляционных отношений, достоверные на уровне значимости 0.95, выделены жирным шрифтом; достоверные на уровне 0.90 — жирным курсивом, знак связи (в скобках) устанавливался по знаку достоверного коэффициента корреляции Пирсона (уровень значимости 0.95) и по характеру наклона эмпирической линии регрессии.

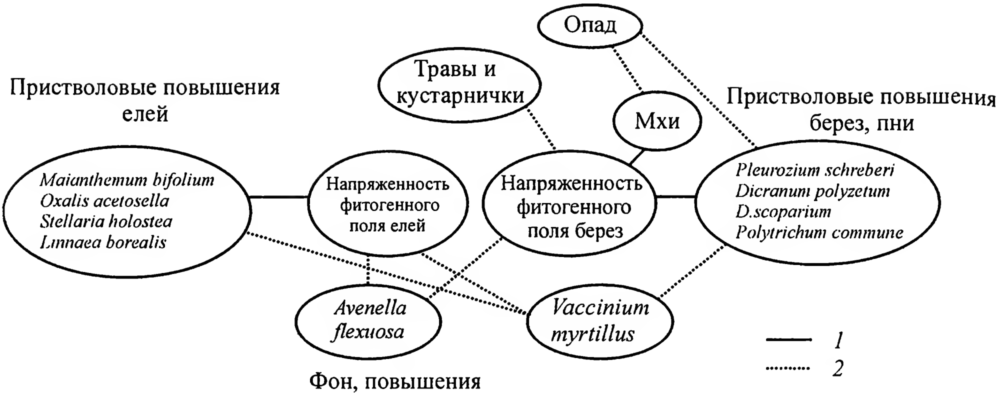


Рис. 1. Схематическое изображение связей между напряженностью фитогенных полей елей и берез, опадом и проективными покрытиями видов в березняке 1.

1 — положительные связи, *2* — отрицательные связи.

В этом березняке наблюдается наибольшее количество достоверных отрицательных влияний *Vaccinium myrtillus* на такие виды, как *Maianthemum bifolium*, *Linnaea borealis* ($h^2 = 0.25$ и 0.26), *Vaccinium vitis-idaea*, *Avenella flexuosa*, *Oxalis acetosella*, *Pleurozium schereberi*, *Dicranum polysetum*, *Polytrichum commune* (по линиям регрессии и $r = -0.14$; -0.22; -0.26; -0.21; -0.21; -0.22). Это связано с высоким обилием *Vaccinium myrtillus*, ее способностью образовывать плотные куртины и надолго захватывать территорию (Злобин, 1961; Маслов, 2001). Относительная равномерность распределения *Vaccinium myrtillus* затрудняет интерпретацию отрицательных связей. При анализе отдельных площадок на пристволовых повышениях ели и пнях видно, что там, где много *Vaccinium myrtillus*, меньше других видов, т. е. отрицательные связи обусловлены не только предпочтением какого-либо типа микрорельефа, но и негативным воздействием *Vaccinium myrtillus*.

Березняк 2 отличается максимальными значениями напряженности фитогенного поля деревьев, причем влияние елей больше влияния берез. Березы здесь старше елей, ели достаточно высокие, но пристволовое повышение у них не выражено и кроны посажены низко. Обнаружено, что общее влияние древостоя определяется главным образом елями и проявляется в отрицательном влиянии на сквозистость и количество березового опада и положительным — на количество хвойного опада (табл. 3, 4). С усилением ***влияния елей*** снижается общее проективное покрытие трав и кустарничков и отдельных видов (*Vaccinium myrtillus*, *Avenella flexuosa*, *Maianthemum bifolium*, *Melampyrum pratense*, *Stellaria holostea*), общее покрытие и покрытие отдельных видов мхов (по h^2, линиям регрессии и средним). Сказываются затенение и увеличение количества хвойного опада, особенно сильно влияющих на мхи, которые практически исчезают под пологом елей (табл. 3, 4; рис. 2). Негативное влияние елей связано с преобразованием среды их кронами в неблагоприятную для растений сторону: снижением освещенности и температуры, уменьшением количества проникающих осадков, образованием большого количества опада (Сахарова, 1964; Тархова, Ипатов, 1975; Волокитина, 1979; Ипатов, Кирикова, 1990). Исключение составляет *Oxalis acetosella*, положительно связанная с напряженностью фитогенного поля елей и хвойным опадом, одинаково обильная под пологом елей и берез, что обусловлено, очевидно, ее высокой теневыносливостью, а также снижением обилия других видов-конкурентов, таких как *Vaccinium myrtil-*

ТАБЛИЦА 4

Средние значения сквозистости, опада и проективного покрытия видов травяно-кустарничкового и мохового ярусов в березняках

Березняк 1	Фон		Повышение		Край елового подроста		Ели		Пристволовое повышение ели		Пристволовое повышение березы		Пень	
	среднее	ошибка среднего	среднее	ошибка среднего	среднее	ошибка среднего	среднее	ошибка среднего	среднее	ошибка среднего	среднее	ошибка среднего	среднее	ошибка среднего
Число площадок (N)	113		3		25				3		14		4	
Опад	91	1.0	**57**↓	18.6	90	4.2			80	10.4	**70**↓	8.6	**51**↓	4.3
Общее проективное покрытие	57	1.9	65	8.7	44	4.1			68	4.4	59	6.5	53	21.0
Травы и кустарнички	57	1.9	65	8.7	**45**↓	4.3			**67**↑	3.3	56	7.5	29	18.2
Мхи	9	0.9	**43**↑	18.6	10	4.1			20	10.1	**22**↑	5.3	**61**↑	10.1
Vaccinium myrtillus	50	2.4	62	11.7	**40**↓	5.4			48	11.7	46	8.5	21	19.6
Vaccinium vitis-idaea	1	0.3			1	0.6					4	2.8	6	6.3
Linnaea borealis	0.4	0.2	0.3	0.3	1	0.8					1	1.1		
Avenella flexuosa	7	0.8	9	4.1	**4**↓	1.5					**2**↓	1.1	0.3	0.3
Trientalis europaea	0.3	0.1	1	0.3	0.3	0.2			**1**↑	0.0	0.2	0.1	0.3	0.3
Melampyrum pratense	0.2	0.1	0.3	0.3										
Maianthemum bifolium	3	0.4	2	1.5	2	0.5			10	7.4	3	1.1	1	0.3
Oxalis acetosella	3	0.6	2	1.5	3	1.3			**20**↑	7.6	3	0.9	2	1.1
Stellaria holostea	0.5	0.1			0.1	0.1			2	1.7				
Pleurozium schreberi	0.2	0.1			0.2	0.2					4	3.1	21	16.6
Dicranum polysetum	3	0.8			2	1.3					2	1.5	13	7.2
Dicranum scoparium	1	0.3			1	0.5			8	8.3	**6**↑	2.9		
Hylocomium splendens	0.1	0.1	37	23.3							2	1.4		
Polytrichum commune	0.1	0.1									1	0.8	3	2.5
Brachythecium salebrosum	5	0.6			**3**↓	0.7			4	3.2	3	0.8	15	9.6

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Березняк 2	Фон		Повышение		Край елового подроста		Ели				Пристволовое повышение берез			
	среднее	ошибка среднего	среднее	ошибка среднего	среднее	ошибка среднего	среднее	ошибка среднего	среднее	ошибка среднего	среднее	ошибка среднего	среднее	ошибка среднего
Число площадок (N)	175		19		62		19				55			
Сквозистость в зените	42	1.0	41	3.2	**30↓**	1.7	**23↓**	2.3			37	1.9		
Сквозистость средняя	25	0.6	25	1.3	23	1.0	**19↓**	1.5			29	1.1		
Опад	87	0.8	75	4.2	**94↑**	1.1	**99↑**	0.6			76	2.9		
Опад хвойный	16	0.8	13	1.9	**34↑**	1.0	**37↑**	2.2			21	1.5		
Опад березовый	84	0.8	87	1.9	**66↓**	1.0	**63↓**	2.2			79	1.5		
Общее проективное покрытие	65	1.5	75	4.1	**47↓**	2.8	**35↓**	5.7			64	2.5		
Травы и кустарнички	63	1.5	68	4.0	**45↓**	2.8	**35↓**	5.6			**56↓**	2.9		
Мхи	23	1.6	42	6.9	**7↓**	1.4	**1↓**	0.6			25	3.5		
Vaccinium myrtillus	14	1.9	26	7.2	**9↓***	2.2	**3↓**	1.5			12	3.1		
Vaccinium vitis-idaea	1	0.2	1	0.6	1	0.5	0.3	0.3			**3↑**	1.0		
Linnaea borealis	1	0.2	1	1.1	0.1	0.08	0.3	0.3			2	1.2		
Avenella flexuosa	20	1.1	16	4.4	**6↓**	1.4	**1↓**	0.4			**13↓**	2.5		
Trientalis europaea			0.1	0.05	0.1	0.08	0.1	0.05						
Melampyrum pratense	15	1.3	**3↓**	1.8	**3↓**	0.9	**4↓**	2.0			**3↓**	1.1		
Maianthemum bifolium	9	0.6	8	2.4	**4↓**	0.6	**3↓**	1.4			**4↓**	0.8		
Oxalis acetosella	14	1.1	15	3.7	**22↑**	2.2	**22↑**	3.6			**21↑**	2.8		
Stellaria holostea	12	1.0	10	2.8	**6↓**	1.3	10	4.2			**8↓**	1.7		
Milium effusum	3	0.7	3	1.7	**0.4↓**	0.33					1	0.4		
Pleurozium schreberi	2	0.4	7	4.4	1	0.5					**5↑**	1.4		
Dicranum polysetum	0.3	0.14									1	0.4		
D. scoparium	2	0.6	1	0.6	0.4	0.2					**10↑**	2.3		
Hylocomium splendens	1	0.3	**17↑**	7.0	0.1	0.08					**3↑***	1.5		
Brachythecium salebrosum	18	1.5	17	3.5	**5↓**	1.2	**0.1↓**	0.05			**4↓**	1.0		

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Березняк 3	Фон				Край елового подроста						Пристволовое повышение берез			
	среднее	ошибка среднего	среднее	ошибка среднего	среднее	ошибка среднего	среднее	ошибка среднего	среднее	ошибка среднего	среднее	ошибка среднего	среднее	ошибка среднего
Число площадок (N)	70				10						7			
Сквозистость в зените	29	0.9			**36↑**	1.9					**32↑**	1.1		
Сквозистость средняя	25	0.7			29	1.8					27	2.9		
Опад	74	2.1			**87↑**	3.9					**84↑**	3.2		
Опад хвойный	30	1.1			**37↑**	2.1					40	6.9		
Опад березовый	70	1.1			**63↓**	2.1					60	6.9		
Общее проективное покрытие	66	1.8			**42↓**	6.7					66	3.5		
Травы и кустарнички	54	1.9			**38↓**	6.7					61	5.1		
Мхи	48	2.9			**31↓**	6.3					40	9.8		
Vaccinium myrtillus	16	2.1			**8↓**	3.3					**31↑**	9.9		
V. vitis-idaea	7	0.8			**5↓**	1.1					10	2.9		
Avenella flexuosa	9	1.8			5	2.4					**1↓**	1.4		
Trientalis europaea	5	0.7			**3↓**	0.8					3	1.4		
Melampyrum pratense	0.2	0.1			1	1.0					0	0.0		
Maianthemum bifolium	0.1	0.1			0	0.0					0	0.0		
Calamagrostis arundinacea	14	2.0			12	4.4					11	7.0		
Polygonatum odoratum	4	0.9			3	1.5					3	1.8		
Fragaria vesca	6	0.9			**1↓**	0.7					4	1.7		
Viola mirabilis	1	0.3			0	0.0					0	0.0		
Rubus saxatilis	6	1.0			8	2.4					4	2.8		
Convallaria majalis	3	0.7			5	3.0					3	2.9		
Veronica chamaedrys	1	0.3			1	0.5					0	0.0		
Solidago virgaurea	1	0.3			3	2.0					3	2.9		
Pleurozium schreberi	23	3.3			**7↓**	3.6					16	4.3		
Dicranum polysetum	5	1.5			0	0.0					4	2.8		
D. scoparium	0	0.0			0	0.0					**4↑**	0.0		
Hylocomium splendens	6	1.9			10	6.0					0	4.4		
Brachythecum salebrosum	12	1.6			15	5.8					16	0.0		

Примечание. Жирным шрифтом выделены средние значения, достоверно отличающиеся от фона на уровне значимости 0.95 (для значений со звездочкой — 0.90), стрелками показан характер изменений по отношению к фону.

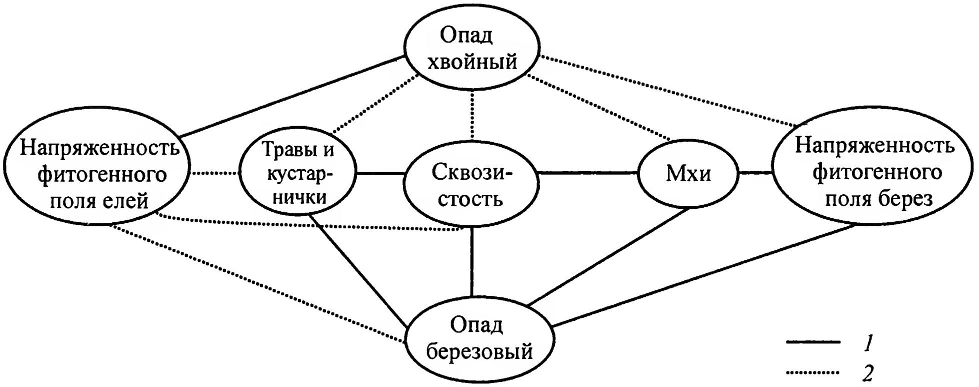

Опад хвойный
Напряженность фитогенного поля елей
Травы и кустарнички
Сквозистость
Мхи
Напряженность фитогенного поля берез
Опад березовый
1
2

Рис. 2. Схематическое изображение связей между напряженностью фитогенных полей елей и берез, сквозистостью, опадом и проективными покрытиями видов в березняке 2.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

lus и *Avenella flexuosa* (рис. 3). В наших условиях *Oxalis acetosella* ведет себя как типичный патиент, хотя Т. А. Работнов (1996) приписывает ей стратегию эксплерента. Вытеснение видов еловой свиты в березняках под полог елей, елового подроста, на пристволовые повышения показали и другие авторы (Ниценко, 1972; Дегтева и др., 2001).

В отличие от елей ***березы*** оказывают слабое затеняющее действие, несколько снижают количество опада как хвойного, так и березового, и способствуют увеличению общего проективного покрытия видов травяно-кустарничкового яруса и мхов (в основном по линиям регрессии достоверных связей мало, только для *Brachythecium salebrosum*) (табл. 3). Влияние берез оказывается размазанным в связи с прозрачностью и «растрепанностью» их крон. В большей степени проявляется положительное влияние березового опада, сопряженного со сквозистостью: тра-

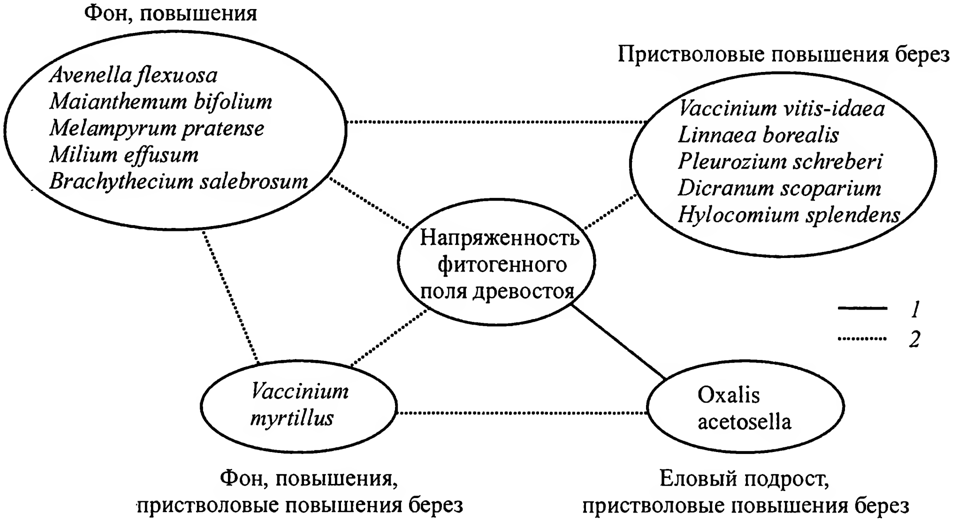


Рис. 3. Схематическое изображение связей между напряженностью фитогенного поля древостоя и проективными покрытиями видов в березняке 2.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

вы, кустарнички и мхи в целом и по видам (*Vaccinium myrtillus*, *Avenella flexuosa*, *Maianthemum bifolium*, *Melampyrum pratense*, *Stellaria holostea*, *Milium effusum*, *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *Brachythecium salebrosum*) обильнее развиваются на открытых освещенных участках с бо́льшим количеством березового опада (табл. 3). Благотворное влияние березового опада общеизвестно и объясняется повышением плодородия почвы: усилением деятельности микрофлоры и почвенной фауны, ускоренной минерализацией растительных остатков, увеличением содержания гумуса, суммы поглощенных оснований и степени насыщенности ими почвы, содержания доступных форм фосфора, калия, кальция и магния, улучшением структуры почвы, снижением кислотности почвы (Зонн, 1954; Ниценко, 1972; Кабашникова, 1976; Мелехов, 1980; Лысиков, 1986; Копцик и др., 2001).

По данным дисперсионного анализа связей между видами, выделились 2 группы видов, внутри которых они положительно влияют друг на друга (табл. 5, рис. 3). Первая, в которую входят *Vaccinium vitis-idaea*, *Linnaea borealis*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*, *Hylocomium splendes*, в основном бореальные виды из еловой черничной свиты (по Ниценко, 1969), наиболее обильны на пристволовых повышениях берез, предпочитая дренированные участки (табл. 4). Вторая, состоящая из *Avenella flexuosa*, *Maianthemum bifolium*, *Melampyrum pratense*, *Milium effusum*, *Brachythecium salebrosum*, занимает открытые фоновые и возвышенные участки и содержит виды елово-полянной черничной или елово-кисличной свиты, предпочитающие более освещенные места. Что касается *Vaccinium myrtillus*, то она наиболее обильна на фоне, повышениях и пристволовых повышениях берез. Достоверные отрицательные связи получены только между *Vaccinium myrtillus* и *Avenella flexuosa*, и, поскольку они имеют сходные требования к условиям биотопа (освещенности и опаду), очевидно, в результате конкурентных отношений либо взаимоисключения, они занимают различные части освещенных и возвышенных участков. Все виды достаточно толерантны друг к другу, они чаще связаны положительными связями, образуют группы и распределяются с некоторым предпочтением по различным типам местообитаний, мирно сосуществуя друг с другом под пологом главного средообразователя — древостоя, предпочитая открытые освещенные участки и избегая негативного влияния елей, затеняющих и засыпающих хвоей почву. Все это согласуется с тем, что такие виды, как *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Maianthemum bifolium*, *Linnaea borealis*, являются облигатными патиентами, эволюционно приспособленными к произрастанию под пологом елового леса (в нашем случае березняке с елью) (Работнов, 1996).

С использованием методов дисперсионного анализа (Ипатов, Кирикова, 1977) нами было проведено сравнение силы совместного влияния факторов биотопа (средней сквозистости и опада) и суммарного воздействия совокупности видов на отдельные виды (табл. 6). Расчет производился через суммирование факториального варьирования сквозистости, опада или каждого вида в варьировании покрытия каждого вида и отношения к общему варьированию. Анализ результатов показал, что большее влияние на обилие видов оказывают факторы биотопа, а не соседние виды, причем более чувствительными оказались *Vaccinium vitis-idaea* и мхи. Это подтверждает важность средообразующей роли древостоя и подчиненный характер взаимоотношений между видами нижних ярусов.

Таким образом, главное влияние в этом березняке оказывают ели второго яруса, затеняющие почву, образующие большое количество опада и негативно действующие на виды травяно-кустарничкового и мохового ярусов, тогда как березы оказывают слабое положительное действие, в основном через благоприятное влияние березового опада и незначительное затенение.

ТАБЛИЦА 5

Значения квадратов корреляционных отношений для связей между видами в березняке 2 на фоне

	Vaccinium myrtillus	*Vaccinium vitis-idaea*	*Linnaea borealis*	*Avenella flexuosa*	*Melampyrum pratense*	*Maianthemum bifolium*	*Oxalis acetosella*	*Stellaria holostea*	*Milium effusum*	*Pleurozium schreberi*	*Dicranum polysetum*	*Dicranum scoparium*	*Hylocomium splendens*	*Brachythecium salebrosum*
Vaccinium myrtillus		0.01	(—)0.01	**(—)0.19**	(—)0.10	0.06	(—)0.05	(—)0.07	(—)0.05	0.03	0	0.03	0.01	0.05
Vaccinium vitis-idaea	0.04		**(+)0.18**	0.05	0.06	0.05	0.09	0.09	0.02	**(+)0.17**	0	**(+)0.15**	**(+)0.15**	0.07
Linnaea borealis	0.02	**(+)0.16**		0.02	0.08	**(—)0.15**	0.13	**(+)0.18**	0.01	(+)0.07	0.02	0.01	**(+)0.09**	0.07
Avenella flexuosa	**(—)0.19**	(—)0.01	0.02		**(+)0.19**	**(+)0.10**	**(—)0.16**	0.07	(—)0.09	0.01	0.01	0.04	0.01	**(+)0.15**
Melampyrum pratense	(—)0.08	0.01	(—+)0.02	**(+)0.21**		**(+)0.12**	(—)0.08	0.06	(+)0.05	0.02	0	0.06	0.01	(+)0.10
Maianthemum bifolium	0.12	(—)0.02	(—)0.06	(+)0.09	**(+)0.16**		(+)0.09	(+)0.09	(+)0.05	0.02	0.03	(—)0.04	0.04	**(+)0.20**
Oxalis acetosella	(—)0.10	(+)0.02	(+)0.01	(—)0.08	(—)0.09	(+—)0.06		**(+)0.14**	(+)0.06	0.01	0.01	0.03	0.04	0.07
Stellaria holostea	(—)0.08	(+)0.02	(+)0.06	0.05	**(+—)0.14**	(+—)0.06	**(+)0.14**		(—)0.06	0.03	**(+—)0.05**	0.02	**(+—)0.09**	0.08
Milium effusum	(—)0.07	0.03	0.04	**(—)0.12**	(+)0.09	**(+)0.09**	0.1	0.03		0.01	0	0.01	0	**(+)0.37**
Pleurozium schreberi	(—)0.11	**(+)0.07**	**(+)0.07**	0.06	0.03	0.02	0.05	(+)0.04	(—)0.01		0.01	0.01	(+)0.03	0.07
Dicranum polysetum	0.05	0.02	0.04	0.05	0.05	0.08	0.03	0.07	0	0.03		0.02	0	0.06
Dicranum scoparium	(—)0.07	**(+)0.07**	0.02	(+)0.05	0.03	(—)0.02	0.05	(—)0.05	(—)0.07	0.07	0.02		**(+)0.12**	(—)0.11
Hylocomium splendens	0.02	**(+)0.14**	**(+)0.14**	0.06	0.02	0.02	**(+)0.22**	**(+)0.13**	**(—)0.16**	**(+—)0.11**	0	**(+)0.19**		(—)0.05
Brachythecium salebrosum	(—)0.13	(—)0.02	0.01	**(+)0.14**	(+)0.07	**(+)0.14**	(—)0.11	0.1	**(+)0.14**	0.03	0.01	(—)0.06	0.02	

Примечание. См. табл. 3.

ТАБЛИЦА 6

Совместное влияние факторов и совокупности видов на отдельные виды в березняке 2

	Сквозистость + опад	Сумма видов
Vaccinium myrtillus	0.14	0.05
Vaccinium vitis-idaea	0.26	0.12
Linnaea borealis	0.16	0.13
Avenella flexuosa	0.10	0.08
Melampyrum pratense	0.10	0.06
Maianthemum bifolium	0.13	0.09
Oxalis acetosella	0.10	0.07
Stellaria holostea	0.11	0.08
Milium effusum	0.16	0.08
Pleurozium schreberi	0.12	0.06
Dicranum polysetum	0.08	0.11
Dicranum scoparium	0.25	0.06
Hylocomium splendens	0.24	0.13
Brachythecium salebrosum	0.23	0.07
Среднее	0.16	0.09

Примечание. Приведено отношение суммы факториальных варьирований видов под влиянием сквозистости и опада или отдельных видов в варьировании покрытия каждого вида к сумме общих варьирований.

Березняк 3 характеризуется более сильным влиянием берез по сравнению с елями, что связано с тем, что березы здесь крупнее, а ели представлены в основном подростом (табл. 3). Для древостоя в целом и для берез не выявлено достоверного влияния напряженности фитогенного поля на сквозистость, тогда как ели показывают снижение освещенности под своими кронами (табл. 3). И ели, и березы положительно влияют на количество хвойного опада и отрицательно — на количество березового, это парадоксальное свойство объясняется частым расположением елочек под кронами берез (рис. 4). Несмотря на небольшие размеры, ***ели*** отрицательно влияют на общее проективное покрытие и покрытие видов травяно-кустарничкового яруса (для мхов — только по линиям регрессии и *r*). Достоверных влияний на отдельные виды не выявлено, хотя ряд линий регрессий говорит об не-

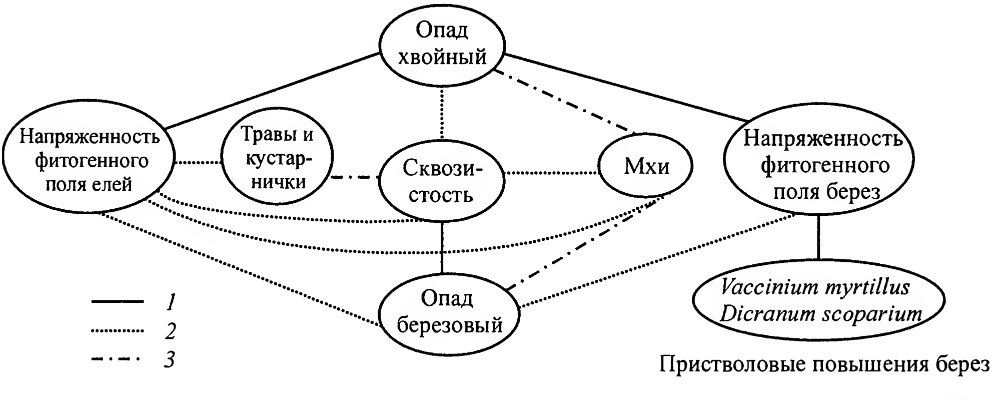


Рис. 4. Схематическое изображение связей между напряженностью фитогенных полей елей и берез, сквозистостью, опадом и проективными покрытиями видов в березняке 3.

3 — связь —+ или —+—+, остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

гативных влияниях. Показано отрицательное влияние хвойного опада на общее проективное покрытие и ряд видов (*Vaccinium vitis-idaea*, *Fragaria vesca*, *Dicranum polysetum*). Некоторые виды безразличны к присутствию елей и растут везде (*Calamagrostis arundinacea*, *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce, *Rubus saxatilis*, *Solidago virgaurea*), другие снижают свое обилие под кронами елей (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Fragaria vesca*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*), третьи — обильны или встречаются только на фоне (*Avenella flexuosa*, *Maianthemum bifolium*, *Agrostis capillaris* L., *Hieracium pilosella* L.). Подобная раскладка связана с различным светолюбием видов, слабой эдификаторной силой елей и достаточной выровненностью условий под пологом леса. Возможно, сказывается недостаточность выборки.

Влияние ***берез*** в целом не имеет однозначного направленного действия. Хотя именно здесь обнаружено четкое положительное влияние берез на покрытие *Vaccinium myrtillus* и *Dicranum scoparium* (они образуют группу приствололовых повышений берез, дают максимумы по средним и между собой связаны положительно — $r = 0.21$). Для *Pleurozium schreberi* и *Brachythecium salebrosum* это видно только по линиям регрессии (табл. 3, 4). Благотворное влияние берез здесь также проявляется через влияние березового опада, положительно связанного со сквозистостью ($r = 0.20$): на общее проективное покрытие, покрытие мхов, покрытие *Vaccinium vitis-idaea*, *Fragaria vesca*, *Trientalis europaea*, *Dicranum polysetum*. Травяно-кустарничковый ярус не показал какой-либо достоверной связи с факторами фитосреды (сквозистостью, опадом), наиболее обильно развиваясь на фоне и приствололовых повышениях берез и снижая обилие под пологом елей. Мхи отрицательно связаны со сквозистостью, т. е. предпочитают более затененные места, но под елочками все же снижают свое обилие (табл. 3, 4). Так, *Pleurozium schreberi* наиболее обилен на фоне, развиваясь преимущественно на поваленных стволах деревьев и на приствололовых повышениях берез. Любопытно, что здесь опять появляются отрицательные связи между мхами *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Brachythecium salebrosum* ($r = -0.21$; -0.22; -0.40), что, возможно, связано с увеличением обилия и конкурентной силы *Pleurozium schreberi*.

Изучение связей между видами травяно-кустарничкового яруса не показало наличия явного антагонизма между ними. Так, *Vaccinium myrtillus* не оказывает сильного влияния на другие виды: с силой $h^2 = (+-)0.34$ влияет на *Calamagrostis arundinacea*, по линиям регрессии отрицательно — на *Avenella flexuosa*, *Convallaria majalis*, *Solidago virgaurea*, *Rubus saxatilis*, положительно — на *Dicranum scoparium*, что является отражением их общего пристрастия к приствололовым повышения берез (рис. 5). Более сильное воздействие оказывает *Calamagrostis arundinacea* [достоверно отрицательно влияет только на *Solidago virgaurea* ($h^2 = (-)0.44$), на *Convallaria majalis* влияет с силой $h^2 = (+-)0.31$; по линиям регрессии на *Vaccinium myrtillus*, *Avenella flexuosa*, *Pleurozium schreberi*, причем наклон линий регрессии здесь круче]. Таким образом, мы наблюдаем снижение ценотической значимости *V. myrtillus* и появление новых героев на фитоценотической сцене. Общая слабая выраженность отрицательных связей вызвана, возможно, невысоким обилием основных доминантов, их толерантностью друг к другу либо недостаточностью выборки. Виды распределяются под пологом деревьев, не слишком угнетая друг друга, в этом им помогает некоторое расслоение по различным типам местообитаний: так, *Avenella flexuosa* предпочитает освещенные фоновые участки, а *Vaccinium myrtillus* — приствололовые повышения берез. Таким образом, в этом березняке ели оказывают слабое негативное действие, что вызвано их небольшими размерами, тогда как влияние берез выражено сильнее и обусловлено их большей мощностью.

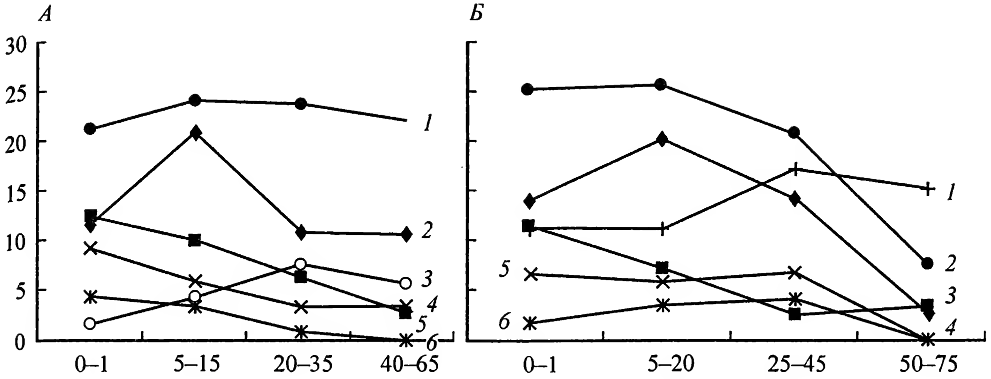


Рис. 5. Линии регрессии влияния *Vaccinium myrtillus* и *Calamagrostis arundinacea* на проективное покрытие видов в березняке 3.

А: *1* — ***Pleurozium schreberi***, *2* — ***Calamagrostis arundinacea***, *3* — ***Dicranum scoparium***, *4* — ***Rubus saxatilis***, *5* — ***Avenella flexuosa***, *6* — ***Convallaria majalis***. По оси абсцисс — проективное покрытие *Vaccinium myrtillus*, %; по оси ординат — проективное покрытие видов, %. *Б*: *1* — ***Brachythecium salebrosum***, *2* — ***Pleurozium schreberi***, *3* — ***Avenella flexuosa***, *4* — ***Vaccinium myrtillus***, *5* — ***Rubus saxatilis***, *6* — ***Convallaria majalis***. По оси абсцисс — проективное покрытие *Calamagrostis arundinacea*, %; по оси ординат — проективное покрытие видов, %.

Используя методы дисперсионного анализа, мы посчитали влияние напряженности фитогенных полей деревьев и факторов биотопа (сквозистости средней, в зените и опада) на совокупность видов: суммы факториальных варьирований видов по какому-либо фактору делились на сумму общих варьирований (табл. 7). Анализ показал, что древостой сильнее влияет на травы и кустарнички, чем на мхи, при этом средняя сквозистость больше влияет на травы и кустарнички, а опад — на мхи. Это связано, во-первых, со светолюбием трав и кустарничков и важностью для них приствoловых повышений деревьев и, во-вторых, с теневыносливостью мхов и их высокой чувствительностью к опаду. Максимальное влияние древостоя обнаружено в первом березняке, что связано с наличием большого числа достоверных связей

ТАБЛИЦА 7

Влияние факторов на совокупность видов в березняках

	Напряженность фитогенного поля древостоя	Напряженность фитогенного поля елей	Напряженность фитогенного поля берез	Опад	Сквозистость в зените	Сквозистость средняя
Березняк 1, все виды	**0.16**	**0.05**	**0.04**	**0.17**		
Травы и кустарнички	0.19	0.07	0.04	0.11		
Мхи	0.08	0.01	0.07	0.39		
Березняк 2, все виды	**0.10**	**0.07**	**0.07**	**0.11**	**0.10**	**0.18**
Травы и кустарнички	0.11	0.08	0.08	0.07	0.11	0.17
Мхи	0.06	0.05	0.06	0.23	0.06	0.18
Березняк 3, все виды	**0.08**	**0.03**	**0.07**	**0.25**	**0.06**	**0.14**
Травы и кустарнички	0.10	0.03	0.09	0.12	0.05	0.18
Мхи	0.07	0.02	0.05	0.35	0.07	0.11
Среднее, все виды	**0.11**	**0.05**	**0.06**	**0.18**	**0.08**	**0.17**
Травы и кустарнички	0.13	0.06	0.07	0.10	0.08	0.19
Мхи	0.07	0.03	0.06	0.32	0.07	0.15

Примечание. Приведены значения отношений суммы факториальных варьирований видов по какому-либо фактору к сумме общих варьирований.

с деревьями, выраженностью и важностью приствоЛовых повышений елей (для трав и кустарничков) и берез (для мхов). В целом влияние берез оказалось чуть-чуть сильнее, чем влияние елей (все-таки, это березняки!). Это объясняется суммированием разнонаправленных влияний деревьев: сильное негативное влияние затенения и хвойного опада от елей с положительным влиянием приствоЛовых повышений елей; слабое затенение березами с благотворным влиянием приствоЛовых повышений берез и березового опада. Отметим также, что средняя сквозистость оказывает более сильное влияние на виды, чем сквозистость в зените. Это связано с тем, что средняя сквозистость является комплексным показателем, коррелирующим со световым потоком и температурой под пологом леса, тогда как сквозистость в зените связана в большей степени с количеством осадков (Ипатов, 1998).

Заключение

Таким образом, определяющее влияние на напочвенный покров в березняках оказывает древесный ярус через изменение освещенности и образование опада, формирование элементов микрорельефа, таких как пристволовые повышения деревьев и пни. При этом травы и кустарнички предпочитают открытые освещенные ровные или повышенные участки (*Vaccinium myrtillus*, *Avenella flexuosa*, *Melampyrum pratense*, *Milium effusum*) либо пристволовые повышения елей с поднятыми кронами (*Oxalis acetosella*, *Stellaria holostea*, *Maianthemum bifolium*, *Linnaea borealis*) или берез (*Vaccinium myrtillus*). Виды мхов, такие как *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *Polytrichum commune*, предпочитают развиваться на пристволовых повышениях берез и пнях, где меньше количество опада. Влияние берез несколько сильнее влияния елей и в целом положительно в связи со слабым затенением и благоприятным воздействием березового опада. Ели и еловый подрост с низко посаженными кронами, сильно затеняя почву и образуя большое количество хвойного опада, негативно влияют на травы и кустарнички и, особенно, на мхи, более чувствительные к опаду. Исключение составляют ели с высоко поднятыми кронами: условия под ними благоприятны для ряда видов таежного мелкотравья. Таким образом, значимыми являются как высота дерева, так и параметры его кроны: прозрачность и высота ее прикрепления. В ряду исследованных березняков происходит снижение фитоценотической значимости *Vaccinium myrtillus*: наряду с падением обилия происходят снижение числа негативных влияний на другие виды и вытеснение ее, прежде царившей везде, на пристволовые повышения берез такими травянистыми видами, как *Calamagrostis arundinacea*. В целом взаимоотношения между растениями носят подчиненный характер по отношению к преобладающему влиянию древостоя.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аболинь А. А. Изменения структуры мохового покрова в зависимости от распределения осадков под пологом леса // Экология. 1974. № 3. С. 51—56.

Василевич В. И. Незаболоченные березовые леса Северо-Запада европейской части России // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 11. С. 1—13.

Волокитина А. В. Особенности распределения дождевых осадков под пологом хвойного леса // Лесоведение. 1979. № 2. С. 40—47.

Злобин Ю. А. К познанию строения клонов *Vaccinium myrtillus* L. // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 3. С. 414—419.

Зонн С. В. Влияние леса на почву. М., 1954. 160 с.

Дмитриева Н. С. Воздействие *Pinus sylvestris* L. на первичную продуктивность *Vaccinium vitis-idaea* L. в лесных биогеоценозах Кольского полуострова // Актуальные проблемы геоботаники: современные направления исследований в России. Петрозаводск, 2001. С. 89.

Дегтева С. В. Видовой состав березовых лесов подзон средней и южной тайги Республики Коми // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 4. С. 34—46.

Дегтева С. В., Железнова Г. В., Пыстина Т. Н., Шубина Т. П. Ценотическая и флористическая структура лиственных лесов европейского Севера. СПб., 2001. 134 с.

Ипатов В. С. Описание фитоценоза. СПб., 1998. 94 с.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Применение дисперсионного анализа при исследовании связи растительности со средой // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 10. С. 1441—1445.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Строение кроны ели в связи с изучением ее фитогенного поля // Вестн. ЛГУ. 1990. № 10. С. 38—43.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Бибиков В. П. Сквозистость древостоев: измерение и возможности использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 10. С. 1441—1445.

Кабашникова Г. И. Влияние чистых и смешанных насаждений сосны и березы на лесорастительные свойства почвы // Растения и среда. Минск, 1976. С. 118—123.

Копцик Г. Н., Багдасарова Т. В., Горленко О. В. Взаимосвязь видового разнообразия растений и свойств почвы в экосистемах южной тайги // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106. Вып. 2. С. 31—38.

Котов С. Ф. Метод количественной оценки эдификаторной роли вида // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 2. С. 235—240.

Котов С. Ф. Количественная оценка эдификаторной роли древесных видов // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 1. С. 39—48.

Лащинский Н. Н. О влиянии деревьев на структуру травостоя в травяных борах Нижнего Приангарья // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 12. С. 1721—1726.

Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю., Ипатов В. С. Влияние древесного полога на виды напочвенного покрова в ельнике чернично-зеленомошном // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 3. С. 400—410.

Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю., Ипатов В. С. Оценка влияния деревьев на виды травяно-кустарничкового и мохового ярусов в сосняке чернично-зеленомошном // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 2. С. 176—192.

Лысиков А. Б. Влияние подстилок ельника и березняка на некоторые показатели почвы // Почвоведение. 1986. № 10. С. 147—150.

Маслов А. А. О взаимодействии фитогенных полей деревьев в сосняке // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1646—1652.

Маслов А. А. Пространственно-временнáя динамика популяций лесных растений и проверка «карусельной модели» на примере сосняка-черничника // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2001. Т. 106. Вып. 5. С. 59—65.

Мелехов И. С. Лесоведение. М., 1980. 407 с.

Ниценко А. А. Растительность Ленинградской области и пути ее преобразования: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1955. 38 с.

Ниценко А. А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 7. С. 1002—1014.

Ниценко А. А. Типология мелколиственных лесов европейской части СССР. Л., 1972. 138 с.

Работнов Т. А. Экспериментальное изучение корневой конкуренции растений в природных фитоценозах // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 4. С. 55—57.

Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.

Санникова Н. С., Локосова Е. И. Микроэкосистемный анализ структурно-функциональных связей в лесных биогеоценозах // Генетические и экологические исследования в лесных экосистемах. Екатеринбург, 2001. С. 73—94.

Сахарова Н. М. О влиянии ели на некоторые факторы микроклимата в лесу на подпологовые травянистые растения // Ботаника: исследования Белорусского отд. ВБО. Минск, 1964. Вып. 6. С. 136—140.

Тархова Т. Н., Ипатов В. С. Влияние освещенности и опада на развитие некоторых мхов // Экология. 1975. № 1. С. 58—65.

Татарников Д. В. Закономерности размещения видов травяно-кустарничкового покрова южно-таежных березняков // Лесоведение. 2003. № 3. С. 62—68.

Чертов О. Г. Экология лесных земель. Л., 1981. 192 с.

Ястребов А. Б. Интерференция фитогенных полей деревьев в лишайниково-зеленомошных сосняках // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 6. С. 54—65.

Vellak K., Paal J., Liira J. Diversity and distribution pattern of bryophytes and vascular plants in a boreal forest // Silva Fennica. 2003. Vol. 37(1). P. 3—13.

Zvereva E. L., Kozlov M. V. Facultative effects of top-canopy plants on four dwarf shrub species in habitats severely disturbed by pollution // J. Ecol. 2004. Vol. 92. N 2. P. 288—296.

SUMMARY

Using the value of tree layer phytogenic field tension, the influences of different tree species on illumination, leaves/needles fall, and soil cover plant species in 3 bilberry birch forests are comparatively estimated. All the above parameters are shown to be strongly dependent on the tree layer species. Grasses and dwarf shrubs prefer either open well-illuminated flat places and uplands (*Vaccinium myrtillus*, *Avenella flexuosa*, *Melampyrum pratense*, *Milium effusum*), or near-stem uplands developed by spruces with high crown attachment (*Oxalis acetosella*, *Stellaria holostea*, *Maianthemum bifolium*, *Linnaea borealis*, *Vaccinium myrtillus*). Moss species such as *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *Polytrichum commune*, are shown to prefer stumps and near-stem uplands where leaf fall is minimal. The birch influence on the plant soil cover is generally positive due to comparably low shading and favorable affect of the birch fall on the soil. Spruces with low crown attachment play a negative role in grasses and dwarf shrubs development because of high shading and intense needle fall. It is shown that interrelations between different grass and dwarf shrub species play secondary role in the development of soil cover comparing to the tree layer.

УДК 581.9 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 5

© В. Н. Егорова

ДИНАМИКА ВИДОВОГО СОСТАВА И ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ФЛОРЫ ПОЙМЫ РЕКИ ОКИ (ДЕДИНОВСКОЕ РАСШИРЕНИЕ) В ХОДЕ ЕСТЕСТВЕННЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ СУКЦЕССИЙ

V. N. EGOROVA. DYNAMICS OF SPECIES COMPOSITION AND TAXONOMIC STRUCTURE OF THE RIVER OKA (DEDINOVO EXTENSION) FLOOD-PLAIN FLORA IN THE COURSE OF NATURAL AND ANTHROPOGENOUS SUCCESSIONS

Московский педагогический государственный университет
119992 Москва, ул. Малая Пироговская, 1
Тел. (495) 2466016
Факс (495) 2456219
E-mail: rector.mpgu@23.relcom.ru
Окончательный вариант получен 22.11.2006

По материалам наших исследований (1965—2000 гг.) и литературным данным (Флеров, 1907—1910, 1908; Серебрякова, 1953, 1956; Работнов, 1958, 1973 и др.), дан анализ динамики видового состава и таксономической структуры флоры пойменной экосистемы р. Оки в пределах Дединского расширения (Московская обл.) за период с 1907 по 2000 г. в ходе естественных и антропогенных сукцессий. Установлено, что в первой половине XX столетия в ходе естественных сукцессий в ценозах пойменной экосистемы структура флоры по всем рассмотренным параметрам оставалась достаточно стабильной. Естественные сукцессии характеризовались медленными темпами. Во второй половине XX в. в ходе антропогенных сукцессий флористический состав пойменной экосистемы сократился в 2.8 раза, в связи с этим уменьшилось: число семейств в 1.7 раза, родов — в 2.1 раза, семейств, представленных одним видом, в 7 раз, родов, представленных одним видом, в 3 раза, семейств, представленных одним родом, в 3 раза. Изменился видовой состав семейств и родов. Антропогенные сукцессии отличались быстрыми темпами, однонаправленностью и необратимостью происходящих изменений.

Ключевые слова: р. Ока, пойма, флора, растительность, таксономическая структура, естественные сукцессии, антропогенные сукцессии.

Широко известно, что практически повсеместно естественные травянистые сообщества испытывают антропогенный пресс различной интенсивности. В литературе к настоящему моменту накоплен большой материал, характеризующий влияние антропогенных факторов на растительность в различных географических зонах и экологических условиях. Со второй половины XX в. растительность пойменного ландшафта в пределах Дединовского расширения (с. Дединово, Московская обл.) также испытывает интенсивное и разнообразное антропогенное воздействие. Целью данной работы в ряду наших системных исследований (Егорова, 2001 и др.) является анализ динамики видового состава семейств, систематического спектра, количественных таксономических показателей флоры пойменной экосистемы р. Оки в пределах Дединовского расширения за период с 1907 по 2000 г. в ходе естественных и антропогенных сукцессий. Для данного анализа использованы литературные (Флеров, 1907—1910, 1908; Серебрякова, 1953, 1956; Работнов, 1958, 1973 и др.) и оригинальные данные, полученные нами в 1965—2000 гг.

Материал и методика

Материалы, используемые в данной статье, получены в результате длительных исследований (1965—2000 гг.) флоры и структуры растительности в различных частях по профилю поймы р. Оки в пределах Дединовского расширения. Сбор материала проводили: а) в растительных сообществах, которые использовали в течение XX в. как сенокосы (двукратное скашивание) и пастбища без внесения минеральных удобрений или при нерегулярном их внесении небольшими дозами (N 30—40 PK 30), которые в статье мы называем «ненарушенными» и «слабонарушенными»; б) в растительных сообществах, испытывающих все возрастающую различную антропогенную нагрузку со второй половины XX в. Из антропогенных факторов за этот период в стационарных условиях было изучено внесение различных доз минеральных удобрений (N 60—320 (PK) 30—180), сенокосное (двухукосное) и пастбищное (4—5-кратное стравливание при загонной системе пастьбы и в условиях бессистемной пастьбы) использование. Изучение флористического состава и структуры растительных сообществ проводили методом геоботанических описаний (Уранов, 1935, 1961, 1964). Обилие видов и соотношение компонентов в ценозах устанавливали по проективному покрытию и биомассе видов. В стационарных условиях собирали материал в ценозах, где изучали длительное влияние (18—30 лет) различных доз минеральных удобрений при сенокосном и пастбищном использовании растительности. В 1997—2000 гг. методом маршрутных геоботанических описаний был проведен сбор материала по флористическому составу сообществ в пределах пойменного ландшафта при всех способах хозяйственного использования. При маршрутных геоботанических описаниях фитоценотическое положение видов также устанавливали по проективному и весовому обилию. Подробнее методика описана в отдельных статьях (Егорова, 1981, 1993 и др.).

В данной статье анализируется динамика видового состава семейств, систематических спектров и количественных таксономических показателей флоры. Анализ структуры флоры на конец XX в. (1997—2000 гг.) проведен на основе наших данных, полученных в результате многолетних (18—30 лет) стационарных исследований влияния различных антропогенных факторов на флору пойменных сообществ и маршрутных геоботанических описаний, проведенных в пределах всего пойменного ландшафта.

Наши многолетние исследования динамики пойменной растительности при воздействии различных антропогенных факторов показали, что количественное соотношение и фитоценотическое положение видов более точно устанавливается по весовому обилию. Обилие видов, установленное только по проективному покрытию, недостаточно выявляет погодичные и пространственные изменения этого параметра в структуре сообществ, когда при сборе материала в отдельные вегетационные сезоны принимают участие исследователи, эпизодически участвующие в выполнении данных работ, в определении проективного покрытия видов, особенно при изучении растительных сообществ с богатым флористическим составом (до 45—50 видов на 100 м^2), вносится значительная доля субъективности. При определении обилия видов по весу при разборе проб в ценозах выявлялось 51.2—75.8 % видов, установленных методом геоботанических описаний (Егорова, 1981). Учитывая данные обстоятельства, мы использовали оба метода при изучении динамики флористического состава и структуры пойменной растительности.

Использованные материалы других авторов получены только из опубликованных работ. Из серии работ Т. А. Работнова, посвященных растительности поймы р. Оки, цитируется только монография, опубликованная в 1973 г., поскольку в ней достаточно подробно приводятся статьи автора, опубликованные до 1973 г.

Общая площадь пойменного ландшафта в пределах Дединовского расширения составляет около 22 тыс. га, а ширина по профилю — около 15 км. В пределах пойменного ландшафта хорошо выражены все структурные элементы поймы: прирусловый вал, прирусловая, переходная от прирусловой к центральной, центральной (верхнего, среднего и нижнего уровней) и притеррасная части поймы.

Природные условия этой территории описаны А. Ф. Флеровым (1907—1910, 1908), Р. А. Еленевским (1924, 1936), Т. И. Серебряковой (1953, 1956 и др.), Т. А. Работновым (1973 и др.), нами (Егорова, 1972, 1973, 1981 и др.). Сведения по режиму поемности, динамике грунтовых вод, влажности почвы, количеству наилка, приносимого полыми водами, и его характеристике (механический состав, содержание азота, фосфора, калия в доступной для растений форме) приведены в работах М. С. Кононова (1973), М. С. Кононова, М. З. Пановской (1973).

Результаты и обсуждение

До 1950-х годов пойменная экосистема оставалась достаточно целостной. Р. А. Еленевский (1924, 1936) писал, что пойменные сообщества буквально соседствуют с домами крестьян и им даже негде посадить картофель и капусту. Пойма использовалась преимущественно как сенокосы с двукратным скашиванием. Минеральные удобрения в количестве N 30—60 (РК) 30 вносили не ежегодно и не по всей площади. Периодически на отдельных участках поймы вносили органические удобрения. Животных пасли на лугах в прирусловой и переходной от прирусловой к центральной частях поймы. Пастьба скота была бессистемная. Загонная пастьба стала внедряться в 1940—1950-х годах на небольших участках прирусловой части поймы отдельными землепользователями (бывший колхоз им. В. И. Ленина, совхозы «Красная Пойма» и «Дединово», Дединовская опытная станция ВИК им. В. Р. Вильямса). В этот период сохранялись режимы поемности и аллювиальности, характерные для данного пойменного ландшафта (Еленевский, 1924, 1936;

Кононов, 1973; Кононов, Пановская, 1973; Работнов, 1973 и др.). Основными факторами, определяющими динамику пойменной растительности, были погодные условия, режим поемности, аллювиальность, гидрологический режим и др. Антропогенные факторы (сенокошение, пастьба животных, эпизодическое внесение невысоких доз минеральных и органических удобрений и др.) не оказывали преобладающего воздействия на пойменную растительность по сравнению с природными факторами.

Во второй половине XX в. антропогенный пресс на растительность поймы постоянно усиливался, особенно, начиная с 1960—1970-х годов. Существенно изменился и расширился спектр хозяйственного воздействия. Увеличились вносимые дозы минеральных удобрений как при сенокосном, так и пастбищном использовании растительности от N 60—90 (PK) 30—60 до N 120—300 (PK) 90—180. Осушены все болота, исстари окружавшие пойменный ландшафт, площадь которых составляла около 15 тыс. га (Еленевский, 1924, 1936). К настоящему времени распахано более 50 % площади пойменного ландшафта, прежде занятого естественной растительностью. Распаханные участки находятся на всех частях поймы кроме притеррасья. Они используются для выращивания овощных культур и кукурузы с использованием минеральных удобрений и инсектицидов. На большей части пойменного ландшафта организована оросительная система и проложена сеть асфальтовых и грунтовых дорог. Прирусловая часть поймы, особенно в левобережье, в значительной степени занята под строительство жилых домов и разнообразных хозяйственных помещений и служб, где также полностью уничтожены естественные растительные сообщества. В результате столь интенсивного антропогенного пресса в совокупности с зарегулированием полых вод в последние 20—30 лет наблюдается изменение гидрологического режима, режима поемности и аллювиальности пойменной экосистемы. Изменяются уровень и динамика грунтовых вод, качество и количество отлагаемого наилка и пр. во всех частях поймы и происходит их унификация по профилю ландшафта. В естественном состоянии экотопические условия в разных частях поймы существенно различались (Кононов, 1973; Кононов, Пановская, 1973).

Наши многолетние онтогенетически-популяционные исследования наиболее значимых ценообразователей (11 видов злаков и некоторые виды бобовые) пойменных растительных сообществ показали, что такое воздействие хозяйственного пресса на структуру и функционирование ценозов и их компонентов становится критическим. В конечном итоге в результате преимущественного влияния антропогенных факторов в пойме формируется новая фитоценотическая обстановка, определяющая структуру и функционирование ценопопуляций видов, входящих в состав ценозов, а также взаимоотношения фито- и зоокомпонентов, численность и структуру консорций (Егорова, 1972, 1973, 1976, 1981, 1982, 1988, 2001; Егорова, Мамаева и др., 1982, 2001; Егорова, Курченко, 1987). В связи с определенной спецификой функционирования пойменной экосистемы антропогенное воздействие в отдельных частях поймы в той или иной степени унифицируется в пределах всего ландшафта. Изменения флоры и растительности пойменной экосистемы, происходящие в результате преимущественного влияния антропогенных факторов среди всего комплекса экзогенных факторов, мы рассматриваем как антропогенные сукцессии.

По данным А. Ф. Флерова (1907—1910, 1908), флора пойменного ландшафта в начале XX в. включала 165 видов, 35 семейств и 113 родов (см. таблицу, рис. 1). В число ведущих семейств входили: *Caryophyllaceae*, *Compositae*, *Cruciferae*, *Fabaceae*, *Gramineae*, *Polygonaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Rubiaceae*, *Umbellife-*

Динамика видового состава флоры пойменной экосистемы р. Оки в ходе естественных и антропогенных сукцессий (1907—2000 гг.)

Семейства	Виды*	1907—1910 гг.	1940—1960 гг.	1997—2000 гг.		
				1	2	3
Alismataceae	*Alisma plantago-aquatica* L.	—	+	—	—	—
Aristolochiaceae	*Aristolochia clematilis* L.	—	+	—	—	
Boraginaceae	*Myosotis palustris* (L.) L.	—	+	—	—	—
	Symphytum officinale L.	—	—	+	+	—
Campanulaceae	*Campanula bononiensis* L.	—	+	—	—	—
	C. cervicaria L.	—	+	—	—	—
	C. glomerata L.	+	+	+	+	+
	C. patula L.	+	+	—	—	—
	C. rotundifolia L.	—	+	—	—	—
Caryophyllaceae	*Cerastium arvense* L.	—	+	+	+	+
	C. holosteoides Fries (*Cerastium caespitosum* Gilib.)	+	+	+	+	+
	Coccyganthe flos-cuculi (L.) Fourr. (*Coronaria flos-cuculi* (L.) R. Br.)	—	+	—	—	—
	Dianthus deltoides L.	+	+	—	—	—
	D. fischeri Spreng.	+	+	+	+	+
	D. pratensis Bieb.**	+	—	—	—	—
	Melandrium album (Mill.) Garcke. (*M. pratense* (Rafn) Roehl.)	+	+	+	—	—
	Saponaria officinalis L.	+	—	—	—	—
	Oberna behen (L.) Ikonn. (*Silene cucubalus* Wib. + *S. latifolia* (Mill.) Britt et Rendle)	+	+	+	+	+
	Silene tatarica (L.) Pers.	+	—	—	—	—
	Stellaria graminea L.	+	+	+	+	+
	S. palustris Retz.	—	+	—	—	—
	Steris viscaria (L.) Rafin (*Viscaria viscosa* (Scop) *Aschers* + *V. vulgaris* Bernh.)	+	+	—	—	—
Chenopodiaceae	*Atriplex calotheca* (Rafin) Fries (*A. hastata* L.)	+	—	+	—	—
	Chenopodium album L.	—	+	—	—	—
Compositae	*Achillea nobilis* L.	+	—	—	—	—
	A. millefolium L.	+	+	+	+	+
	Arctium minus (Hill) Bernh.	+	+	+	+	+

Artemisia abrotanum L. (*A. procera* Willd.)	—	+	—	—	—
A. absinthium L.	+	+	—	—	—
A. campestris L.	+	+	—	—	—
A. scoparia Waldst. et Kit.	+	—	—	—	—
A. vulgaris L.	+	+	+	+	—
Bidens tripartita L.	—	+	+	+	+
Carduus crispus L.	—	+	+	—	—
C. thoermeri Weinm.	+	+	+	+	+
Centaurea biebersteinii DC.	+	+	—	—	—
C. jacea L.	+	+	+	+	+
C. scabiosa L.	+	+	+	+	—
Cichorium intybus L.	+	—	—	—	—
Crepis tectorum L.	+	—	—	—	—
Cirsium arvense (L.) Scop.	+	+	+	+	+
C. setosum (Willd.) Bess.	+	+	—	—	—
Conyza canadensis (L.) Cronq. (*Erigeron canadensis* L.)	—	+	—	—	—
Echinops sphaerocephalus L.	+	+	+	—	—
Erigeron acris L. (*E. acer* L.)	+	+	—	—	—
Hieracium pilosella L.	+	+	+	+	—
H. umbellatum L.	—	+	—	—	—
Inula britannica L.	—	+	—	—	—
Leontodon autumnalis L.	+	+	+	+	+
L. hispidus L.	+	—	—	—	—
Leucanthemum vulgare Lam.	—	+	—	—	—
Omalotheca sylvatica (L.) Sch. Bip. et F. Schultz (*Gnaphalium sylvaticum* L.)	—	+	—	—	—
Petasites spurius (Retz.) Reichenb.	+	—	—	—	—
Ptarmica cartilaginea (Ledeb. ex Reichenb.) Ledeb.	—	+	—	—	—
P. vulgaris Hill**	+	—	—	—	—
Senecio jacobaea L.	+	+	+	+	—
Solidago virgaurea L.	+	+	—	—	—
Sonchus arvensis L.	—	+	—	—	—
Tanacetum vulgare L.	—	+	+	—	—

Продолжение таблицы

Семейства	Виды*	1907—1910 гг.	1940—1960 гг.	1997—2000 гг.		
				1	2	3
Compositae	*Taraxacum officinale* Wigg.	+	+	+	+	+
	Tragopogon orientalis L.	+	+	+	—	—
	T. pratensis L.**	+	+	+	+	—
	Tripleurospermum perforatum (Mérat) M. Lainz (*Matricaria inodora* L.)	+	+	+	+	+
	Xanthium strumarium L.	—	+	—	—	—
Convolvulaceae	*Calystegia sepium* (L.) R. Br.	+	+	—	—	—
	Convolvulus arvensis L.	+	+	—	—	—
Crassulaceae	*Hylotelephium maximum* (L.) Holub (*Sedum maximum* (L.) Hoffm.)	—	+	—	—	—
	Sedum acre L.	—	+	+	—	—
Cruciferae	*Barbarea vulgaris* R. Br.	+	+	—	—	—
	Berteroa incana (L.) DC.	+	+	+	—	—
	Bunias orientalis L.	+	+	+	+	+
	Capsella bursa-pastoris (L.) Medik.	—	+	—	—	—
	Cardamine pratensis L.	+	—	—	—	—
	Lepidium ruderale L.	+	+	+	—	—
	Raphanus raphanistrum L.	—	+	—	—	—
	Rorippa anceps (Wahlenb.) Reichenb.	—	+	—	—	—
	R. autriaca (Crantz.) Bess.	+	—	—	—	—
	Sisymbrium officinale (L.) Scop.	—	+	—	—	—
	Turritis glabra L.	+	+	—	—	—
Cyperaceae	*Carex acuta* L. (*C. gracilis* Curt.)	+	+	—	—	—
	C. cespitosa L.	—	+	—	—	—
	C. contigua Hoppe	—	+	—	—	—
	C. heleonastes Ehrh.	—	+	—	—	—
	C. lachenalii Schkuhr (*C. leporina* L.)	—	+	—	—	—
	C. pallescens L.	—	+	—	—	—
	C. praecox Schreb.	+	+	+	+	+

	Eleocharis palustris (L.) R. Br.	+	—	+	—	—
Dipsacaceae	*Knautia arvensis* (L.) Coult.	+	+	+	—	—
	Scabiosa ochroleuca L.	+	—	—	—	—
Equisetaceae	*Equisetum arvense* L.	+	+	+	+	+
	E. pratense Ehrh.	+	+	—	—	—
	E. sylvaticum L.	+	+	—	—	—
Ericaceae	*Calluna vulgaris* (L.) Hull	+	—	—	—	—
Euphorbiaceae	*Euphorbia esula* auct. non. L.	+	+	—	—	—
	E. semivillosa Prokh.	—	+	—	—	—
	E. virgata Waldst. et Kit.	+	+	—	—	—
Fabaceae	*Amoria hybrida* (L.) C. Presl (*Trifolium hybridum* L.)	+	+	+	+	+
	A. montana (L.) Soják (*Trifolium montanum* L.)	—	+	—	—	—
	A. repens (L.) C. Presl. (*Trifolium repens* L.)	+	+	+	+	+
	Astragalus cicer L.	+	+	—	—	—
	Chrysaspis aurea (Poll.) Greene (*Trifolium agrarium* L.)	—	+	—	—	—
	C. campestris (Schreb.) Desv. (*Trifolium agrarium* L.)	—	+	—	—	—
	C. spadicea (L.) Greene (*Trifolium spadiceum* L.)	—	+	—	—	—
	Genista tinctoria L.	+	+	—	—	—
	Lathyrus pratensis L.	+	+	+	+	+
	Lotus corniculatus L.	+	+	+	—	—
	Medicago falcata L.	+	+	+	+	+
	M. lupulina L.	+	—	—	—	—
	M. sativa L.	+	+	—	—	—
	Melilotus albus Medik.	+	+	+	—	—
	Trifolium arvense L.	—	+	—	—	—
	T. medium L.	—	+	—	—	—
	T. pratense L.	+	+	+	+	+
	Vicia cracca L.	+	+	+	+	+
	V. sepium L.	+	+	+	+	+
Gentianaceae	*Gentiana pneumonanthe* L.	—	+	—	—	—
Geraniaceae	*Geranium pratense* L.	+	+	+	+	+
Gramineae	*Agrostis gigantea* Roth	+	+	+	+	+
	A. stolonizans Bess.	—	+	+	—	—

Продолжение таблицы

Семейства	Виды*	1907—1910 гг.	1940—1960 гг.	1997—2000 гг.		
				1	2	3
Gramineae	*Agrostis tenius* Sibth. (*A. vulgaris* With.)	+	+	—	—	—
	Alopecurus geniculatus L.	—	+	—	—	—
	A. pratensis L.	+	+	+	+	+
	Anthoxanthum odoratum L.	+	+	—	—	—
	Beckmannia eruciformis (L.) Host	+	+	+	+	—
	Briza media L.	—	+	—	—	—
	Bromopsis inermis (Leyss.) Holub (*Bromus inermis* Leyss.)	+	+	+	+	+
	Calamagrostis epigeios (L.) Roth	+	+	+	+	—
	Dactylis glomerata L.	+	+	+	+	+
	Deschampsia cespitosa (L.) P. Beauv.	+	+	+	+	+
	Elytrigia repens (L.) Nevski (*Agropyron repens* (L.) P. Beauv. + *Triticum repens* L.)	+	+	+	+	+
	Festuca arundinacea Schreb. (*Festuca elatior* L.)	+	—	—	—	—
	F. rubra L.	+	+	+	+	+
	F. pratensis Huds.	+	+	+	+	+
	F. rupicola Heuff. (*Festuca sulcata* (Hack.) Nym. p. p. + *F. valesiana* Gaudin)	+	—	—	—	—
	Glyceria maxima (C. Hartv.) Holmb.	—	+	—	—	—
	Hierochloë odorata (L.) Beauv.	—	+	—	—	—
	Molinia caerulea (L.) Moench	—	—	+	—	—
	Phalaroides arundinacea (L.) Rauschert (*Digraphis arundinacea* (L.) Trin.)	+	+	+	+	+
	Phleum pratense L.	+	+	+	+	+
	Phragmites australis Trin. ex Steud. (*P. communis* Trin.)	+	+	+	+	+
	Poa palustris L.	+	+	+	+	+
	P. pratensis L.	+	+	+	+	+
	P. trivialis L.	+	+	+	+	+
Hypericaceae	*Hypericum maculatum* Crantz	—	+	—	—	—
	H. perforatum L.	+	+	—	—	—

Iridaceae	*Iris pseudacorus* L.	—	+	—	—	—
	I. sibirica L.	+	+	—	—	—
Juncaceae	*Luzula campestris* (L.) DC.	—	+	+	—	—
	Juncus effusus L.	—	+	—	—	—
	J. inflexus L.	—	—	+	—	—
Labiatae	*Glechoma hederacea* L.	+	+	+	+	+
	Leonurus quinquelobatus Gilib.	—	—	+	—	—
	Mentha austriaca Jacq.	—	+	—	—	—
	M. arvensis L.	+	+	—	—	—
	Phlomis tuberosa L.	+	+	—	—	—
	Prunella vulgaris L.	—	+	—	—	—
	Scutellaria galericulata L.	+	+	—	—	—
	Stachys officinalis (L.) Trevis. (*Betonica officinalis* L.)	—	+	—	—	—
	S. palustris L.	—	+	—	—	—
Liliaceae	*Allium angulosum* L.	—	+	—	—	—
	A. oleraceum L.	—	+	—	—	—
	A. rotundum L.	+	+	—	—	—
	A. schoenoprasum L.	+	+	—	—	—
	Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt	+	—	—	—	—
	Veratrum lobelianum Bernh.	—	+	+	+	—
Lytraceae	*Lytrum salicaria* L.	—	+	—	—	—
Lycopodiaceae	*Lycopodium clavatum* L.	+	—	—	—	—
Onagraceae	*Epilobium roseum* Schreb.	—	+	—	—	—
	Chamaenerium angustifolium (L.) Scop.	—	+	+	+	+
Orchidaceae	*Dactylorhiza maculata* (L.) Soó	—	+	—	—	—
	Platanthera bifolia (L.) Rich.	—	+	—	—	—
Plantaginaceae	*Plantago lanceolata* L.	+	+	—	—	—
	P. major L.	—	+	+	+	—
	P. media L.	—	+	+	+	—
Polygonaceae	*Persicaria maculata* (Rafin.) A. et D. Löve (*Polygonum persicaria* L.)	+	—	—	—	—
	Persicaria scabra (Moench) Mold.	—	+	—	—	—
	Polygonum aviculare L.	+	+	+	—	—
	Rumex acetosa L.	+	+	+	+	+

Продолжение таблицы

Семейства	Виды*	1907—1910 гг.	1940—1960 гг.	1997—2000 гг.		
				1	2	3
Polygonaceae	*Rumex acetosella* L.	+	—	—	—	—
	R. aguaticus L.	+	—	—	—	—
	R. crispus L.	+	+	+	+	+
	R. confertus Willd.	+	+	+	+	+
	R. thyrsiflorus Fingerh.	+	+	—	—	—
Polygalaceae	*Polygala amarella* Crantz	—	+	—	—	—
	P. vulgaris L.	+	—	—	—	—
Polypodiaceae	*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn	+	—	—	—	—
Primulaceae	*Lysimachia nummularia* L.	+	+	+	+	+
	L. vulgaris L.	+	+	—	—	—
Pyrolaceae	*Pyrola rotundifolia* L.	+	—	—	—	—
Ranunculaceae	*Caltha palustris* L.	+	+	—	—	—
	Delphinium cuneatum Stev ex DC.	—	+	—	—	—
	Ficaria verna Huds.	+	+	—	—	—
	Ranunculus acris L.	+	+	—	—	—
	R. auricomus L.	+	+	+	+	+
	R. polyanthemos L.	+	+	+	+	+
	R. repens L.	+	+	+	+	+
	Thalictrum lucidum L. (*T. angustifolium* Jaeq.)	—	+	+	+	+
	T. flavum L.	—	+	+	—	—
	T. minus L.	+	+	+	+	—
	T. simplex L.	+	+	+	+	—
Rosaceae	*Alchemilla xanthochlora* Rothm. (*A. vulgaris* auct. non L.)	—	+	—	—	—
	Geum rivale L.	—	+	—	—	—
	Filipendula ulmaria (L.) Maxim.	+	+	+	+	+
	Fragaria vesca L.	+	+	+	+	+
	F. viridis (Duch.) Weston	+	+	—	—	—
	Potentilla anserina L.	+	+	+	+	—

	Potentilla argentea L.	+	+	+	—	—
	P. erecta (L.) Raeusch.	+	+	—	—	—
	P. reptans L.	—	+	—	—	—
	Rubus caesius L.	+	+	—	—	—
	Sanguisorba officinalis L.	+	+	+	+	—
	Sorbus aucuparia L.	+	+	—	—	—
Rubiaceae	*Galium aparine* L.	—	+	+	+	+
	G. boreale L.	+	—	—	—	—
	G. mollugo L.	+	+	—	—	—
	G. palustre L.	+	+	—	—	—
	G. rubioides L.	+	+	+	+	+
	G. uliginosum L.	+	—	—	—	—
	G. verum L.	+	+	+	+	+
Scrophulariaceae	*Euphrasia parviflora* Schag. (*E. curta* (Fries) Wettst.)	—	+	—	—	—
	Linaria vulgaris L.	+	+	+	—	—
	Melampyrum nemorosum L.	—	+	—	—	—
	M. pratense L.	—	+	—	—	—
	Odontites vulgaris Moench (*O. serotina* (Lam.) Dumort.)	—	+	—	—	—
	Pedicularis kaufmannii Pinzg.	+	+	+	—	—
	Rhinanthus alectorolophus (Scop.) Poll. (*R. major* auct. non L.)	+	+	+	—	—
	R. glacialis Personnat subsp. *aristatum* (Celak.) Rauschert (*R. crista-galli* auct. non.)	+	—	—	—	—
	R. vernalis (N. Zing.) Schischk. et Serg.	+	—	—	—	—
	Scrophularia nodosa L.	—	+	—	—	—
	Verbascum nigrum L.	—	+	—	—	—
	Veronica chamaedrys L.	—	+	+	—	—
	V. longifolia L.	+	+	+	+	+
	V. spuria L.	+	—	—	—	—
	V. verna L.	—	—	+	—	—
Solanaceae	*Solanum dulcamara* L.	—	+	—	—	—
	S. nigrum L.	—	—	+	—	—
Umbelliferae	*Aegopodium podagraria* L.	+	—	—	—	—
	Angelica archangelica L. (*Archangelica officinalis* Hoffm.)	+	+	—	—	—

Продолжение таблицы

Семейства	Виды*	1907—1910 гг.	1940—1960 гг.	1997—2000 гг.		
				1	2	3
Umbelliferae	*Angelica sylvestris* L.	—	+	—	—	—
	Antriscus sylvestris (L.) Hoffm.	+	—	—	—	—
	Carum carvi L.	+	+	+	+	+
	Cenolophium denudatum (Hornem.) Tutin (*C. fischeri* (Spreng.) Koch)	—	+	—	—	—
	Chaerophyllum bulbosum L.	+	—	—	—	—
	C. prescottii DC.	+	+	+	+	+
	Cnidium venosum Koch	—	+	—	—	—
	Eryngium planum L.	+	+	+	—	—
	Heracleum sibiricum L.	+	+	+	+	+
	Seseli libanotis (L.) Koch (*Libanotis intermedia* Rupr., *L. montana* Grantz + *L. sibirica* (L.) C. A. Mey.)	+	+	+	+	—
	Pimpinella saxifraga L.	+	+	+	+	+
	Selinum carvifolia (L.) L.	+	+	—	—	—
Urticaceae	*Urtica dioica* L.	+	—	—	—	—
Vacciniaceae	*Vaccinium myrtillus* L.	+	—	—	—	—
	V. uliginosum L.	+	—	—	—	—
	V. vitis-idaea L.	+	—	—	—	—
Valerianaceae	*Valeriana officinalis* L.	+	+	+	—	—
Violaceae	*Viola canina* L.	+	+	—	—	—
	V. rupestris F. W. Schmidt.	—	+	—	—	—

Примечание. * Современные латинские названия даны по сводке С. К. Черепанова (1995), в скобках приведены старые названия, которые мы использовали для анализа динамики флоры пойменной экосистемы р. Оки в пределах Дединовского расширения. Флористический список (1997—2000 гг.) представлен видами сохранившихся естественных сообществ пойменной экосистемы. Не включены виды антропогенно нарушенных местообитаний в пределах пойменного ландшафта — агроценозов, расположенных в различных частях поймы после распашки естественных местообитаний, обочин асфальтовых и грунтовых дорог, пересекающих пойму в различных направлениях, оросительных канав и оросительных коммуникаций, населенных пунктов и хозяйственных построек, карьеров после выемки песка, глины и пр. 1 — растительности пойменной экосистемы при всех режимах хозяйственного использования; 2 — растительности пойменной экосистемы, которая используется как сенокосы с длительным внесением минеральных удобрений в количестве N 120—240 (PK) 60—120; 3 — растительности пойменной экосистемы, которая используется как пастбища с длительным внесением минеральных удобрений в количестве N 120—300 (PK) 120—180; «+» — вид присутствует; «—» — вид отсутствует. Латинские названия приведены по «Флоре...» П. Ф. Маевского (1964), сводке С. К. Черепанова (1995) и по работам «Конспект флоры Рязанской Мещеры» (1975) и «Определитель растений Мещеры» (1986, 1987). ** Возможно, эти виды определены неверно.

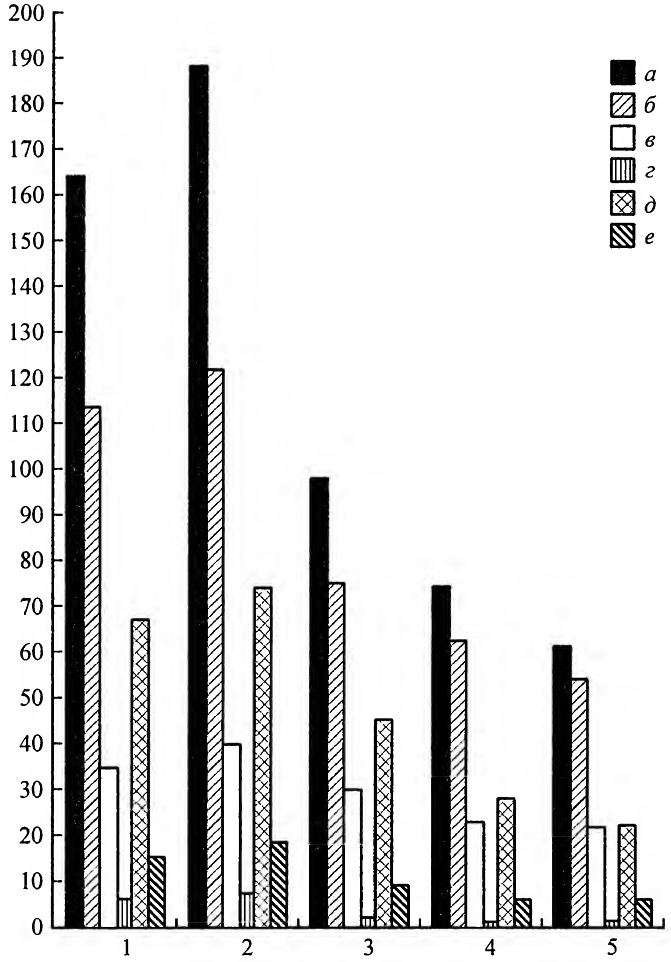


Рис. 1. Количественные таксономические показатели флоры пойменной экосистемы р. Оки (Дединовское расширение).

По вертикали — число таксонов: *а* — видов; *б* — родов; *в* — семейств; *г* — семейств, представленных одним видом; *д* — родов, представленных одним видом; *е* — семейств, представленных одним родом. По горизонтали: 1 — в 1907—1910 гг., 2 — в 1940—1960 гг., 3 — в 1997—2000 гг. при всех способах использования растительности (вариант 1), 4 — в 1997—2000 гг. при сенокосном использовании и длительном (25—30 лет) внесении минеральных удобрений в количестве N 90—180 (PK)60—90 (вариант 2), 5 — в 1997—2000 гг. при пастбищном использовании растительности и длительности (18—25 лет) внесении минеральных удобрений в количестве N 90—300 (PK)90—180 (вариант 3).

rae. Число видов в этих семействах колебалось от 26 до 7. В остальных семействах число видов было 1—5. Во флоре присутствовало более половины (60.2 %) родов, представленных одним видом, и значительное количество (42.9 %) семейств, представленных одним родом. Число семейств, представленных одним видом, составляло всего лишь 17.2 % от общего их числа. Число видов в родах, представленных несколькими видами, колебалось от 8 до 2 (см. таблицу, рис. 2). Среди ведущих семейств преимущественное положение в систематическом спектре занимали *Compositae* (16.0 %) и *Gramineae* (12.8 %). Доля других 8 семейств, входящих в число ведущих, колебалась от 5.6 до 7.9 %. Участие остальных 25 семейств в структуре систематического спектра составляло 0.6—2.4 % (рис. 3).

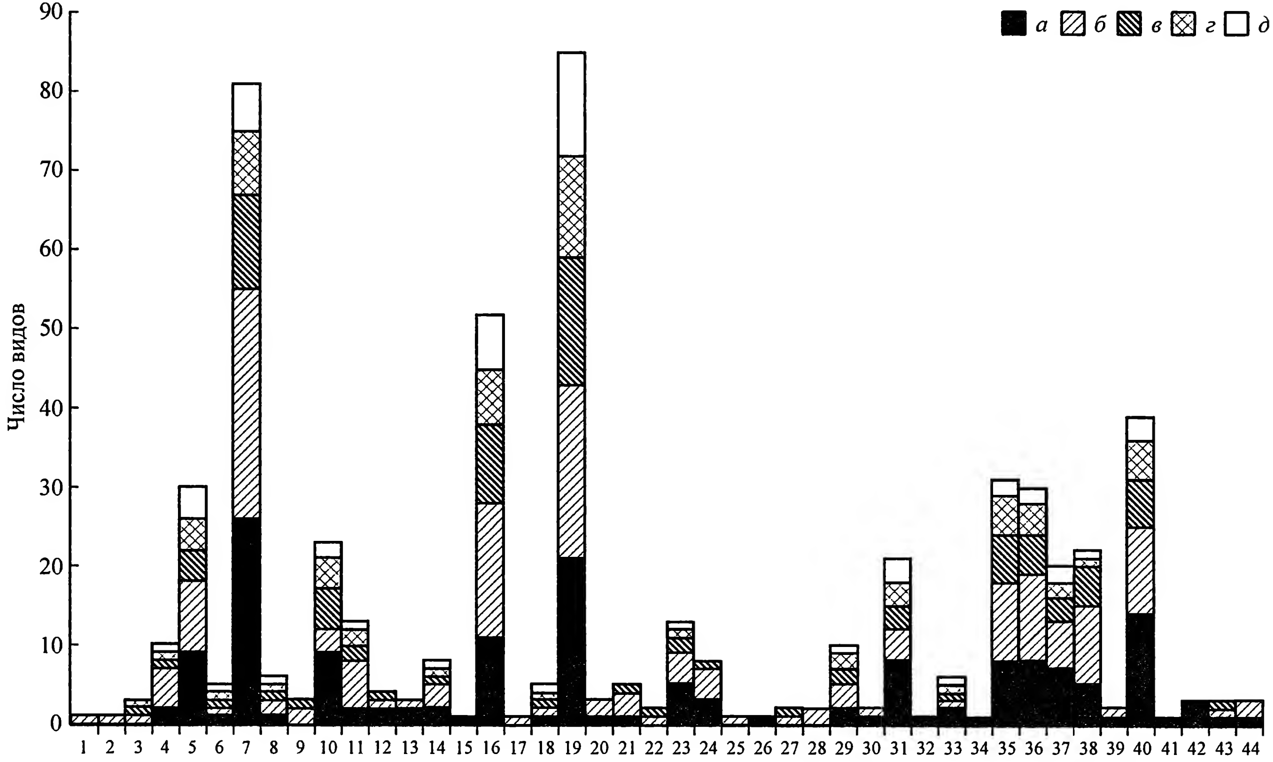


Рис. 2. Динамика числа видов в семействах флоры пойменной экосистемы р. Оки (Дединовское расширение) в 1907—1910—1997—2000 гг.

По вертикали — периоды анализа материала: *а* — 1907—1910 гг., *б* — 1940—1960 гг., *в* — 1997—2000 гг. при всех способах использования растительности (вариант 1), *г* — 1997—2000 гг. при сенокосном использовании и длительном (25—30 лет) внесении минеральных удобрений в количестве N 90—180 (PK)60—90 (вариант 2), *д* — 1997—2000 гг. при пастбищном использовании и длительном (18—25 лет) внесении минеральных удобрений в количестве N 90—300 (PK)90—180 (вариант 3). По горизонтали — семейства *1* — *Alismataceae*, *2* — *Aristolochiaceae*, *3* — *Boraginaceae*, *4* — *Campanulaceae*, *5* — *Caryophyllaceae*, *6* — *Chenopodiaceae*, *7* — *Compositae*, *8* — *Convolvulaceae*, *9* — *Crassulaceae*, *10* — *Cruciferae*, *11* — *Cyperaceae*, *12* — *Dipsacaceae*, *13* — *Equisetaceae*, *14* — *Ericaceae*, *15* — *Euphorbiaceae*, *16* — *Fabaceae*, *17* — *Gentionaceae*, *18* — *Geraniaceae*, *19* — *Gramineae*, *20* — *Hypericaceae*, *21* — *Iridaceae*, *22* — *Juncaceae*, *23* — *Labiatae*, *24* — *Liliaceae*, *25* — *Lytraceae*, *26* — *Lycopodiaceae*, *27* — *Onagraceae*, *28* — *Orchidaceae*, *29* — *Plantaginaceae*, *30* — *Polygonaceae*, *31* — *Polygalaceae*, *32* — *Polypodiaceae*, *33* — *Primulaceae*, *34* — *Pyrolaceae*, *35* — *Ranunculaceae*, *36* — *Rosaceae*, *37* — *Rubiaceae*, *38* — *Scrophulariaceae*, *39* — *Solanaceae*, *40* — *Umbelliferae*, *41* — *Urticaceae*, *42* — *Vacciniaceae*, *43* — *Valerianaceae*, *44* — *Violaceae*.

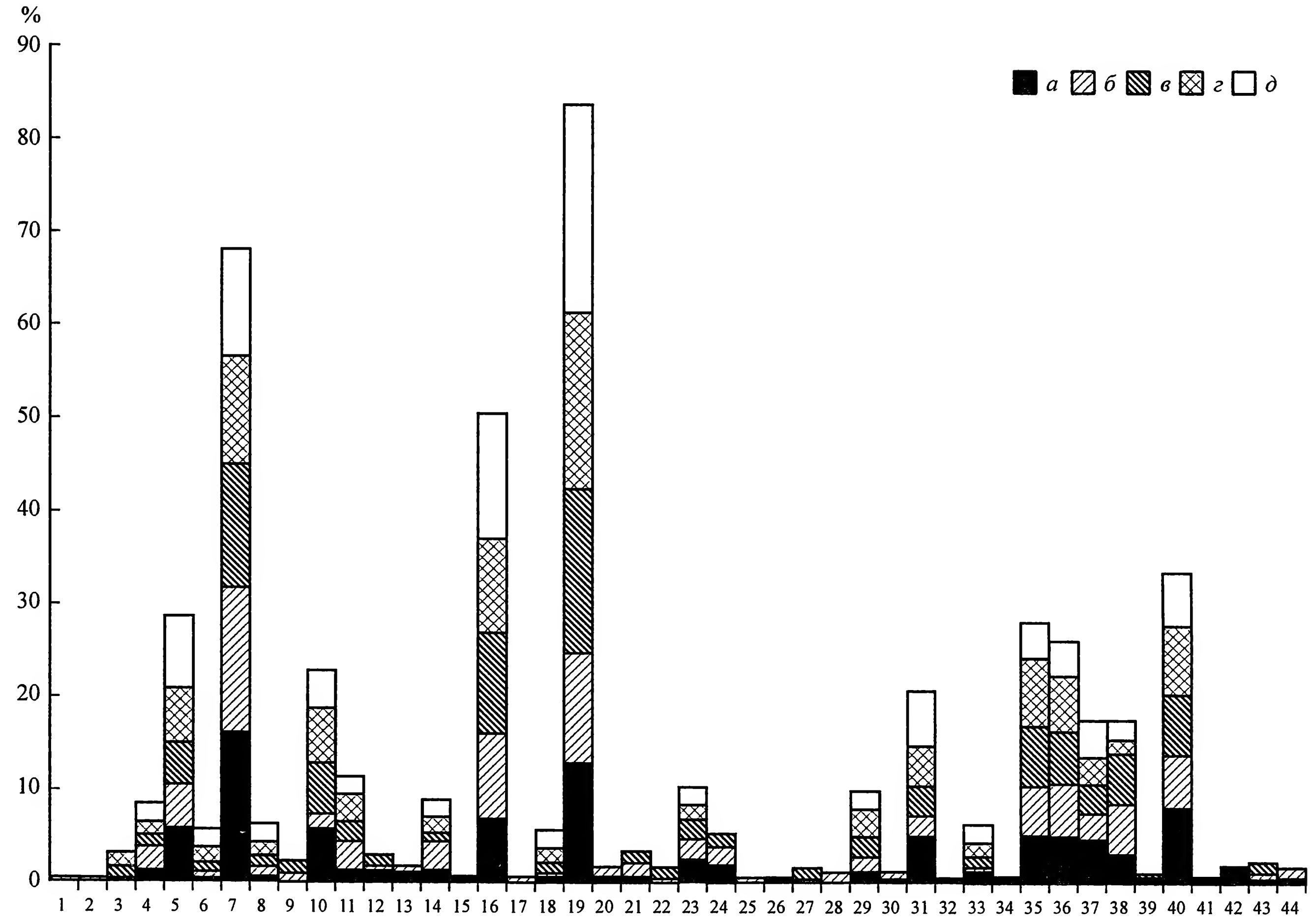


Рис. 3. Динамика систематического спектра флоры пойменной экосистемы р. Оки (Дединовское расширение) в 1907—1910—1997—2000 гг.

Условные обозначения те же, что на рис. 2. Масштабная линейка — 1 см.

В 1940—1960-х годах флора пойменной экосистемы (Серебрякова, 1953, 1956; Работнов, 1958, 1973; наши данные 1965—1966 гг., полученные при изучении исходного флористического состава растительных сообществ в различных частях поймы) включала 208 видов, 38 семейств и 122 рода. В состав ведущих входило большинство тех же семейств, что и в начале XX в. — *Caryophyllaceae*, *Compositae*, *Cyperaceae*, *Fabaceae*, *Gramineae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Rubiaceae*, *Scrophulariaceae*, *Umbelliferae*. Число видов в них колебалось от 8 до 31. В остальных семействах число видов колебалось от 1 до 5 (см. таблицу, рис. 2). Роды, представленные одним видом, во флоре составляли 60.7 %, семейства, представленные одним родом, — 45.0 %, семейства, представленные одним видом, — 17.5 %. Число видов в родах, представленных несколькими видами, колебалось от 2 до 8 (см. таблицу, рис. 1). В структуре систематического спектра преобладающее положение занимали 2 семейства — *Compositae* (15.7 %) и *Gramineae* (11.8 %). Доля 8 ведущих семейств из 10 в систематическом спектре колебалась от 3.1 до 9.2 %. Участие остальных 28 семейств в систематическом спектре составляло 0.5—2.7 % (рис. 3).

Состояние флоры в конце XX в. (1997—2000 гг.) было проанализировано по трем вариантам (см. таблицу). В список первого варианта были включены все виды, зафиксированные в пределах Дединовского расширения при всех способах использования: а) сенокосном, пастбищном, сенокосно-пастбищном с внесением различных доз минеральных удобрений: умеренных доз — N 30—60 (PK) 30—60, повышенных доз — N 80—90—120 (PK) 60—90, высоких доз — N 90—120—180—240 (PK) 60—90—120; б) при сенокосном и бессистемном пастбищном использовании и без внесения удобрений — это участки поймы, которые используются местным населением для пастьбы индивидуальных животных и заготовки сена; в) контрольные ценозы без удобрений в многолетних опытах по изучению внесения различных доз удобрений при сенокосном и пастбищном использовании. В список второго варианта включены виды, зафиксированные в растительных сообществах, которые используются как сенокосы после длительного (25—30 лет) внесения минеральных удобрений в количестве N 120—240 (PK) 60—120. В список третьего варианта вошли виды, зафиксированные в растительных сообществах, которые используются как пастбища после длительного (18—25 лет) внесения минеральных удобрений в количестве N 120—300 (PK) 120—180. Анализ показал, что в конце XX в. (1997—2000 гг.) в пределах Дединовского расширения при всех способах использования (см. таблицу, вариант 1) было зафиксировано 98 видов, 27 семейств и 75 родов. В состав ведущих семейств входили: *Compositae*, *Fabaceae*, *Gramineae*, *Ranunculaceae*. Число видов в них колебалось от 7 до 16. В остальных 23 семействах число видов колебалось от 1 до 6 (рис. 2). Среди них 14 семейств (38.9 %) были представлены только одним видом (см. таблицу). В таксономической структуре роды, представленные одним видом, составляли 60 %, семейства, представленные одним видом — 6.6 %, семейства, представленные одним родом, — 30 %. При всех способах использования растительности преобладающее положение во флоре сохранили семейства *Compositae* (13.2 %) и *Gramineae* (17.6 %). Доля 2 других семейств, входящих в число ведущих, составляла 7.1 и 10.9 %. Доля остальных 23 семейств в структуре систематического спектра колебалась от 1 до 6.5 % (рис. 3). В структуре флоры наметилась тенденция снижения доли *Compositae* (с 15.7 до 13.2 %) и увеличения доли *Gramineae* (с 11.8 до 17.8 %). В ходе антропогенных сукцессий число ведущих семейств во флоре пойменной экосистемы сократилось в 2.5 раза, а общее число семейств — в 1.3 раза, по сравнению с началом XX в. и в 1.4 раза — серединой XX в.

В растительных сообществах пойменной экосистемы при сенокосном использовании и длительном (25—30 лет) внесении высоких доз минеральных удобрений (максимальных в изученном ряду) к 1997—2000 гг. сохранилось 73 вида из 23 семейств и 58 родов. В этих ценозах в число ведущих вошли три семейства: *Compositae*, *Fabaceae*, *Gramineae*, в которых количество видов колебалось от 7 до 13. В остальных 20 семействах число видов колебалось от 1 до 5. Относительная доля ведущих семейств в систематическом спектре колебалась от 10.1 до 19.1 %. Доля остальных 20 семейств в систематическом спектре находилась в пределах 1.5—7.4 % (рис. 2, 3, вариант 2). В структуре флоры увеличилась относительная доля сем. *Gramineae* до 19.1 %, а относительная доля *Compositae* снизилась до 11.7 %. В ненарушенных и слабо нарушенных сообществах в первой половине XX в. доля этих семейств в структуре флоры составляла соответственно 12.8—11.8 % и 16.0—15.7 %. В интенсивно удобряемых ценозах и сенокосном их использовании в ходе антропогенных сукцессий к 1997—2000 гг. сократилось общее число: видов — в 2.3—2.9 раза, семейств — в 1.5—1.7, родов — 1.9—2.1 раза, по сравнению соответственно с началом и серединой XX в. (см. таблицу, рис. 1—3, вариант 2). В таксономической структуре флоры значительно возросла доля родов, представленных одним видом (86.2 %), семейств, представленных одним видом (43.5 %), семейств, представленных одним родом (52.2 %), по сравнению с относительными показателями аналогичных параметров в таксономической структуре флоры в 1907—1910 гг. (соответственно 60.2, 17.2, 42.9 %) и в 1940—1960 гг. (соответственно 60.7, 17.5, 45.0 %).

В растительных сообществах пойменной экосистемы при пастбищном использовании и длительном (18—25 лет) внесении высоких доз минеральных удобрений к 1997—2000 гг. флора включала 60 видов из 21 семейства и 47 родов. В этих ценозах, также как и в ценозах при сенокосном использовании и внесении высоких доз минеральных удобрений, в число ведущих вошли три семейства: *Compositae*, *Fabaceae*, *Gramineae*, число видов в которых колебалось от 7 до 14, а относительная доля в структуре систематического спектра — от 11.7 до 23.3 % (рис. 2, 3, вариант 3). В остальных 18 семействах число видов было в пределах 1—4, а относительная доля в структуре систематического спектра — 1.7—6.7 % (рис. 2, 3, вариант 3). В интенсивно удобряемых ценозах и пастбищном использовании в систематическом спектре также увеличилась относительная доля *Gramineae* (23.3 % по сравнению с 12.8 и 11.8 % в начале и середине XX в.) и снизилась доля *Compositae* (соответственно 11.7—16.0—15.7 %). В ходе антропогенных сукцессий в пойменных ценозах при пастбищном использовании и длительном внесении высоких доз удобрений сократилось число: видов — в 2.8 и 3.5 раза, семейств — в 1.7 и 1.8, родов — в 2.4 и 2.6 раза по сравнению соответственно с 1907—1910 и 1940—1960 гг. В этих ценозах в таксономической структуре флоры преобладают роды, представленные одним видом (87.2 % от общего их числа). Достаточно высокая доля семейств, представленных одним видом (42.7 % от общего их числа), и семейств, представленных одним родом (57.1 % от общего их числа).

Итак, анализ материала всех трех вариантов показывает, что в ходе антропогенных сукцессий во второй половине XX в. произошло резкое сокращение флоры пойменной экосистемы по сравнению с началом и серединой XX в. Столь же глубокие изменения произошли и в ее структуре. Наши длительные исследования влияния различных режимов хозяйственного использования на пойменную растительность в стационарных условиях показали, что сокращение флоры и изменение ее структуры осуществляются быстрыми темпами в ходе антропогенных сукцессий (Егорова, 1981, 1997, 2001 и др.).

Заключение

Сравнительный анализ флоры пойменной экосистемы 1907—1910 и 1940—1960 гг. показал, что в первой половине XX в. таксономическая структура была относительно стабильной по всем параметрам (рис. 1, 3). Колебания количественных таксономических показателей были слабо выраженными. За этот период 8 семейств из 10 сохранили ведущее положение. И только 2 семейства (*Cruciferae*, *Polygonaceae*) к середине столетия потеряли ведущее значение, а 2 семейства (*Cyperaceae*, *Scrophulariaceae*) вошли в состав ведущих семейств.

К середине столетия незначительно увеличилось число семейств и родов, представленных одним видом, а также семейств, представленных одним родом. Флористический список в 1940—1960 гг. по сравнению с 1907—1910 гг. увеличился на 24 вида (14.6 %). Число семейств увеличилось на 8.6 % и число родов — на 8.0 %. В начале XX в. во флоре пойменной экосистемы было представлено на 3 семейства меньше по сравнению с 1940—1960 гг. Количественные колебания в структуре систематических спектров 1907—1910 и 1940—1960 гг. составили 0.1—0.8 %. И только для трех семейств эти колебания были в пределах 2.4—4.0 % (рис. 3).

Динамика количественных показателей флористического состава и структуры флоры поймы на таком уровне в ходе естественных сукцессий не приводит к изменению структурно-функциональных свойств и стабильности растительных сообществ пойменной экосистемы, а вызывает в той или иной степени перегруппировку количественных показателей параметров, используемых для характеристики структуры флоры и ее динамики. Эти изменения носят флюктуационный характер. В условиях поемности и аллювиальности в растительных сообществах пойменного ландшафта происходит более или менее постоянное внедрение и выпадение видов (Работнов, 1973). Это показали и наши многолетние стационарные исследования динамики пойменной растительности. В связи с этим мы считаем, что при длительном мониторинге пойменной растительности изменения флористического состава, количественных показателей таксономической структуры и структуры систематических спектров на уровне 10—15 % между очередными сроками наблюдений отражают флюктуационные изменения и не приводят к нарушению стабильности пойменных ценозов (Егорова, 1981, 1997, 2001 и др.).

Под влиянием интенсивного антропогенного пресса, который испытывают растительные сообщества пойменного ландшафта со второй половины XX в. и по настоящее время, флора претерпела глубокие изменения. В конце XX в. (1997—2000 гг.) флора пойменной экосистемы при всех способах хозяйственного использования включала 98 видов. Это в 1.7 раза меньше по сравнению с началом XX в. и в 1.9 раза — с серединой столетия. Соответственно сократилось: число родов — в 1.5 и 1.6 раза, число семейств — в 1.2 и 1.3 раза, число семейств, представленных одним видом, — в 3 и 3.5 раза, родов, представленных одним видом, — в 1.5 и 1.6 раза, семейств, представленных одним родом, — в 1.6 и 2 раза (рис. 1). В структуре флоры доля злаков увеличилась на 4.8—5.8 %. Относительная доля других семейств, сохранившихся во флоре пойменной экосистемы в ходе антропогенных сукцессий, менялась незначительно по сравнению с их долей в структуре спектров, зафиксированной в начале и середине XX в. (рис. 3).

В пойменных ценозах при длительном внесении высоких доз минеральных удобрений, сенокосном и пастбищном использовании растительности отмечены еще более интенсивное сокращение флористического состава и изменение количественных показателей таксономической структуры (рис. 1). В интенсивно удобраемых ценозах доля злаков увеличилась при сенокосном использовании на 6.3—10.1 % и при пастбищном использовании — на 7.3—10.3 %. Относительная доля остальных семейств, в ходе антропогенных сукцессий, оставалась достаточно стабильной в течение всего периода наблюдений независимо от интенсивности антропогенного пресса на растительность поймы (рис. 3). Это связано с параллельным сокращением флоры и видового состава семейств.

Таким образом, в ненарушенных и слабонарушенных пойменных сообществах естественные сукцессии характеризуются слабо выраженными количественными и качественными изменениями флористического состава, видового состава семейств, систематических спектров и количественных таксономических показателей флоры. В ходе естественных сукцессий изменение структурных параметров флоры осуществляется медленными темпами.

Антропогенные сукцессии осуществляются быстрыми темпами. Изучение влияния сенокосного и пастбищного использования в сочетании с высокими дозами минеральных удобрений на пойменные сообщества и их компоненты показало, что изменения их структурно-функциональных свойств в ходе антропогенных сукцессий имеет однонаправленный и необратимый характер (Егорова, 1988, 1993, 2001 и др.).

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Федеральной целевой программы «Интеграция» (проект 5.1, № 439).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Егорова В. Н. Жизненный цикл ежи сборной (*Dactylis glomerata* L.) на лугах в пойме р. Угры. Сообщение 1 // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77. Вып. 4. С. 118—129.

Егорова В. Н. Влияние режима хозяйственного использования на численность и возрастной спектр популяций ежи сборной на Окских лугах // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78. Вып. 6. С. 76—88.

Егорова В. Н. Большой жизненный цикл *Bromus inermis* Leyss. на пойменных лугах реки Оки // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81. Вып. 3. С. 90—99.

Егорова В. Н. Влияние эколого-антропогенных факторов на флористический состав пойменных лугов Оки (Московская обл.) // Раст. ресурсы. 1981. Т. 17. Вып. 3. С. 257—263.

Егорова В. Н. Структура и динамика ценопопуляций *Bromus inermis* Leyss. в пойменных ценозах реки Оки // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 1. С. 71—80.

Егорова В. Н. Общие и специфические черты функционирования ценопопуляций в пойменных лугах // Перспективы теории фитоценологии. Тарту, 1988. С. 71—79.

Егорова В. Н. Закономерности формирования репродуктивной способности растений и ее реализации в фитоценозах (на примере злаков пойменных лугов) // Проблемы репродуктивной биологии семенных растений. СПб., 1993. С. 46—64.

Егорова В. Н. Принципы и методы мониторинга биоразнообразия пойменных экосистем (на примере Дединовского пойменного расширения реки Оки) // Мониторинг биоразнообразия. М., 1997. С. 263—269.

Егорова В. Н. Системные исследования пойменных лугов: охрана и вопросы реконструкции // Экологические проблемы сохранения исторического и культурного наследия. М., 2001. С. 53—66.

Егорова В. Н., Мамаева Х. П., Фирсов С. Н. Влияние антропогенных факторов на возобновление ценопопуляций злаков и связанных с ними насекомых в пойме р. Оки // Животн. мир центра лесной зоны европейской части СССР. Калинин, 1982. С. 102—125.

Егорова В. Н., Курченко Е. И. Особенности структуры ценопопуляций гигантской полевицы (*Agrostis gigantea* Roth.) // Структура и функционирование луговых и степных фитоценозов. Новосибирск, 1987. С. 58—72.

Егорова В. Н., Мамаева Х. П., Фирсов С. Н. Структура консорций генеративной сферы злаков и возобновление их ценопопуляций в пойменных ценозах реки Оки // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 7. С. 26—38.

Еленевский Р. А. Наши природные богатства. Окские луга. М., 1924. 64 с.

Еленевский Р. А. Пойма р. Оки в пределах Московской области // Учен. зап. Горьковского ун-та. 1936. Вып. 5. С. 135—176.

Кононов М. С. Режим влажности пойменных почв окских лугов // Почвоведение. 1973. № 10. С. 66—79.

Кононов М. С., Пановская М. З. Состав аллювиальных наносов и почв Дединовского расширения Окской поймы // Почвоведение. 1973. № 11. С. 18—26.

Конспект флоры Рязанской Мещеры (Водолазская Н. Н., Губанов И. А., Киселева К. В., Новиков В. С., Октябрева Н. Б., Тихомиров В. Н.). М., 1975. 328 с.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. М.; Л., 1954. 912 с.

Определитель растений Мещеры / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1986. Ч. 1. 240 с.; 1987. Ч. 2. 224 с.

Работнов Т. А. Эффективность калийных удобрений на пойменных лугах // Бюл. Научно-техн. информации Всес. НИИ кормов. 1958. № 5. С. 17—23.

Работнов Т. А. Влияние минеральных удобрений на луговые растения и луговые фитоценозы. М., 1973. 177 с.

Серебрякова Т. И. Побегообразование и ритм сезонного развития растений заливных лугов средней Оки. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1953. 16 с.

Серебрякова Т. И. Побегообразование и ритм сезонного развития растений заливных лугов средней Оки // Уч. Зап. Моск. гос. пед. ин-та. 1956. Т. 9. Вып. 3. С. 43—120.

Уранов А. А. О методе Друде // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1935. Т. 44. Вып. 1—2. С. 18—31.

Уранов А. А. К вопросу о совместном определении обилия и покрытия // Тр. Моск. ветеринарной академии. М., 1961. Т. 38. С. 106—109.

Уранов А. А. Наблюдения на летней практике по ботанике. М., 1964. 214 с.

Флеров А. Ф. Окская флора // Тр. С.-Петерб. бот. сада. Т. 27. 1907. Вып. 1. С. 1—286; 1908. Вып. 2. С. 287—728; 1910. Вып. 3. С. 733—788.

Флеров А. Ф. Ботанико-географические исследования р. Оки от верховьев до впадения в р. Волгу // Изв. Рус. геогр. о-ва. СПб., 1908. Т. 43. С. 93—110.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

SUMMARY

We have analyzed floristic changes in the vegetation of the Oka River flood-plain ecosystem in Dedinovo extension (Dedinovo village, Moscow region) in a span of 1907—2000 in the course of natural and anthropogenous successions.

The inviolate and lowly violated communities of the Oka flood-plain in the first half of the 20th century were functioning quite stable. Dynamics of floristic composition, quantitative taxonomic measures and taxonomic spectrum for that period was at the level typical of functioning flood-plain ecosystems under prior impact of natural factors. Natural successions are characterized by low speed.

In the second half of the 20th century, under intensive, various and constant anthropogenous pressure floristic composition of the flood-plain ecosystem reduced by 2.8 times. The same deep changes were registered for the other parameters describing the flora's structure. Particularly, families number have reduced by 1.7 times, genera number — by 2, 1 times, one-species families number — by 7 times, one-species genera number — by 3 times, one-genus families number — by 3 times. The smallest changes were registered for taxonomic spectrum structure is compared to flora taxonomic spectra in the early and middle 20th century. The anthropogenous successions are characterized by high rate. Structural fluctuations of the flood-plain ecosystem flora in the course of anthropogenous successions are unidirectional and irreversible.

УДК 581.9 (471.43) Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 5

© В. В. Соловьева,[1] В. И. Матвеев,[1] С. В. Саксонов[2]

ДИНАМИКА ФЛОРЫ ИСКУССТВЕННЫХ ВОДОЕМОВ ГОРОДА САМАРЫ

V. V. SOLOVJEVA, V. I. MATVEEV, S. V. SAKSONOV. DYNAMICS OF FLORA OF ARTIFICIAL RESERVOIRS OF THE SAMARA CITY

[1] Самарский государственный педагогический университет
443090 Самара, ул. Антонова-Овсеенко, 26
E-mail: verasgpu@pochta.ru
[2] Институт экологии Волжского бассейна РАН
445003 Самарская обл., Тольятти, ул. Комзина, 10
E-mail: saxonoff@mail.ru

Поступила 13.10.2005
Окончательный вариант получен 12.10.2006

Приведены результаты анализа флоры прудов г. Самары и динамика видового и экологического состава растений в течение первой половины XX—начала XXI вв. под влиянием природных и антропогенных факторов.

Ключевые слова: водные и прибрежно-водные растения, флора, пруды, г. Самара.

В XIX в. в окрестностях Самары, на территории монастырей, усадеб, дач, садоводческих и рыбных хозяйств было создано более 20 прудов овражного и копаного происхождения. В настоящее время они находятся в пределах г. Самары. Ряд самарских прудов, которые сохранили биоразнообразие и живописный вид, являются памятниками природы (Головин, Соловьева, 1995). По инициативе активистов городского экологического общества и при поддержке администрации города, с целью сохранения прудов на ул. Воронежской организован экологический парк «Воронежские озера». Опыт создания подобных эколого-рекреационных зон на базе сохранившихся в урбанизированных условиях водных объектов имеется в г. Ульяновске (Салтыков, 1994; Жуков и др., 1995).

Водоемы имеют эстетическое значение и улучшают санитарно-гигиенические условия, способствуя уменьшению задымленности и загрязненности воздуха, на 8—10 % увеличивая его прозрачность. Над водной поверхностью идет быстрое рассеивание вредных выбросов, на 30 % и более возрастает приход ультрафиолетовой радиации, улучшается микроклимат (Кирвель и др., 1989). Одним из элементов благоустройства и озеленения водоемов, а также важным фактором поддержания их стабильности служат водные и прибрежно-водные растения.

В настоящее время флора городских прудов содержит 97 видов высших растений из 37 семейств и 68 родов. Отделы *Bryophyta*, *Equisetophyta* и *Pteridophyta* — по 1 виду, *Magnoliophyta* — 94 вида, из них к классу *Magnoliopsida* относятся 59, к *Liliopsida* — 36 видов. Ведущими семействами флоры являются *Asteraceae* (9 видов), *Potamogetonaceae*, *Salicaceae*, *Poaceae* (по 7 видов), *Cyperaceae* (6) и *Lamiaceae* (5). 31 семейство содержат от 1 до 3 видов растений.

Флора прудов включает 5 экологических групп, из которых гидрофиты, гелофиты и гигрогелофиты образуют водную флору, а гигрофиты и заходящие в воду мезофиты входят в комплекс береговых растений. Содержание названных понятий и терминов, а также примеры растений каждой группы опубликованы в периодических изданиях, материалах школы и конференций по гидроботанике, учебных пособиях (Папченков, Соловьева, 1993, 1995; Лапиров, 2002, 2003; Папченков и др., 2003; Матвеев и др., 2005). Экологический спектр флоры прудов г. Самары представлен на рис. 1. Водное ядро флоры, или гидрофиты, содержат 21 вид, отно-

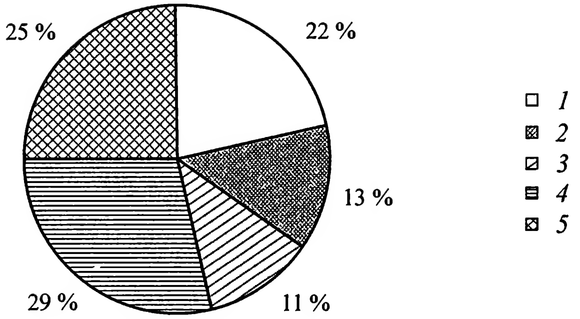


Рис. 1. Экологический спектр флоры прудов г. Самары (2005 г.).
1 — гидрофиты, *2* — гелофиты, *3* — гигрогелофиты, *4* — гигрофиты, *5* — мезофиты.

сящийся к 11 семействам и 14 родам. В целом флора прудов города Самары содержит 46.6 % флоры искусственных водоемов Самарской обл. (Соловьева, 2005), при этом водные растения составляют 32.8 % от видового состава гидрофитов всех водоемов изучаемого региона (Матвеев, Соловьева, Семенов, 2003). Среди последних отмечены такие охраняемые и редкие для искусственных водоемов виды растений, как *Nymphaea candida* L., *Nuphar lutea* (L.) Smith, *Potamogeton nodosus* Poir., *Riccia fluitans* L., *Salvinia natans* (L.) All., *Utricularia vulgaris* L., *Zannicellia palustris* L.

Впервые в гидроботаническом отношении городские пруды изучались сотрудниками Куйбышевского педагогического института в 1936 г. (Мельниченко, 1938). В предвоенные годы водная флора интересовала ученых в связи с использованием местных водоемов в качестве объектов ботанических экскурсий для студентов и школьников. З. А. Мельниченко изучала непроточные водоемы в окрестностях города, часть из обследованных ею водоемов тогда находилась на территории пригородного совхоза «Волгарь». Кроме того, она исследовала флору пруда ботанического сада и некоторых водоемов в пойме р. Волги и левобережной пойме р. Самары. Всего было обследовано 12 водоемов и зарегистрировано 40 видов водорослей и 19 видов высших растений.

В 1977 г. флору 15 прудов изучала Л. Я. Королева (1978), в результате было выявлено 68 видов высших растений, из них 30 водных и прибрежно-водных. В 1986 г. гидроботаническим исследованием было охвачено 20 прудов (Соловьева, 1988; Соловьева, Матвеев, 1990). В 1994—1995-е годы в 20 прудах было зарегистрировано 46 видов водных и прибрежно-водных растений (Соловьева, Дашутин, 1996). В последние годы пруды г. Самары исследовались гидрохимиками, гидробиологами, зоологами, экологами (Антонов, Герасимов, 2002; Бажанова, Медякова, 2003; Семенов, Бунеев, 2003; Синицкий, 2004; Ясюк, 2004; Герасимов, 2005; Тишина и др., 2005; Герасимов, 2005). В гидробиологических и экологических работах авторы оценивают состояние биоразнообразия некоторых групп животных и делают выводы об экологическом состоянии урбанизированных экосистем, связывая их, как правило, только с абиотическими факторами среды, не учитывая фиторазнообразия и консортивных связей гидробионтов с высшими водными растениями. Поскольку водные и прибрежно-водные растения выполняют важную трофическую и экологическую роль, участвуя в самоочищении водоемов (Гаевская, 1966; Негробов, Хмелев, 1999; Кособокова, 2003; Садчиков, Кудряшов, 2004), для экологического мониторинга городских прудов важно отслеживать динамику их флоры.

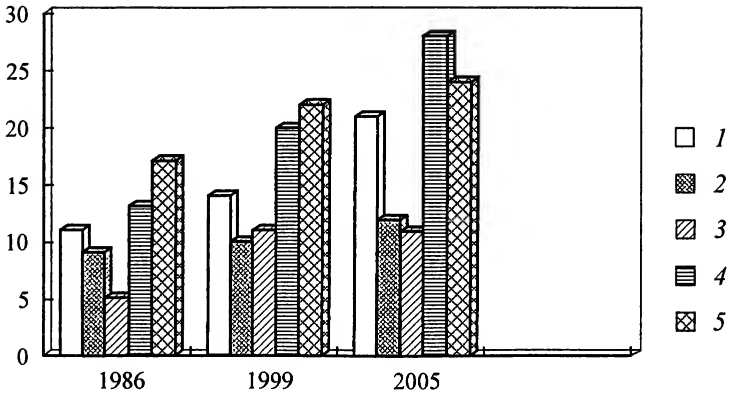


Рис. 2. Динамика флоры прудов г. Самары.

По оси абсцисс — годы, по оси ординат — число видов. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Отсутствие флористического списка в работе Мельниченко (1938) по конкретным водоемам не позволило сделать детальный анализ флоры того времени. Исходя из содержания статьи можно лишь отметить, что тогда в водоемах произрастали *Nymphaea alba* L., *Lemna gibba* L. и *Sagittaria natans* Pall., широко распространенными видами были *Oenanthe aquatica* (L.) Poir, *Butomus umbellatus* L., *Typha laxmannii* Lepech., *Sagittaria sagittifolia* L. и *Scirpus lacustris* L. Позднее первые 3 вида исследователями не указывались, а другие стали редкими и по итогам инвентаризации 1977 г. были отмечены только в некоторых водоемах.

Целенаправленное изучение динамики флоры 20 городских прудов проводится с 1986 г. по настоящее время. За этот период по числу видов практически неизменными остался только состав гелофитов, число гидрофитов увеличилось с 11 до 21, гелофитов с 9 до 12, гигрогелофитов с 5 до 11 (рис. 2). Обогащение типично водных растений происходит главным образом благодаря заносу диаспор водоплавающими птицами — на 8 городских прудах в последние годы стабильно отмечается гнездование утки-кряквы (Ясюк, 2004). Мониторинг разнообразия береговых растений (гигрофитов и мезофитов) показал, что за последние десятилетия произошло увеличение прибрежного комплекса с 30 до 52 видов за счет внедрения сорно-рудеральных и адвентивных растений.

Сравнение современных списков флоры с результатами исследований Л. Я. Королевой (1978) позволило выявить виды растений, не произраставшие в прудах в прежние годы: *Nymphaea candida*, *Riccia fluitans*, *Salvinia natans*, *Najas major* All., *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Alisma gramineum* Lej., *Scirpus tabernaemontani* C. C. Gmel., *Phragmites altissimus* (Benth.) Nabille., *Potamogeton crispus* L., *P. nodosus* L., *P. pusillus* L., *P. perfoliatus* L., *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et Gray, *Bidens frondosa* L. и *Impatiens glandulifera* Royle. Первые 3 вида растений были интродуцированы в прудах Ботанического сада, последние 3 активно распространяются на прибрежьях многих искусственных водоемов Европы (Черная, 2000; Борисова, 2003; Koch, 1988; Bilan, 2002 и др.). Многолетние наблюдения показали, что в настоящее время в прудах не произрастают отмечавшиеся ранее *Alisma lanceolatum* With., *Potamogeton compressus* L. и *Hippuris vulgaris* L.

Во флоре изученных водоемов 18 видов являются наиболее антропоустойчивыми, они указывались всеми исследователями в различные годы, среди них *Ceratophyllum demersum* L., *Lemna minor* L., *L. trisulca* L., *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult., *Lythrum salicaria* L., *Sparganium erectum* L., *Bidens tripartita* L., *Lycopus* *europaeus* L., *Butomus umbellatus* L., *Alisma plantago-aquatica*, *Phragmites australis* (Cav.) Frin. ex Steud., *Typha angustifolia* L., *T. latifolia* L. и др. Перечисленные виды имеют самую высокую частоту встречаемости. В 18 водоемах отмечены *Lemna minor* и *Typha angustifolia*, в 14 — *Ceratophyllum demersum*, *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid. и *Alisma plantago-aquatica*. В 10 водоемах произрастают *Typha latifolia* и *Sparganium erectum*. Только в одном-двух прудах были встречены *Nymphaea candida*, *Riccia fluitans*, *Salvinia natans*, *Najas major*, *Potamogeton crispus*, *P. nodosus*, *P. perfoliatus*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Zannichellia palustris*, *Alisma gramineum* и *Rorippa amphibia* (L.) Bess.

Анализ динамики флоры 20 прудов за период 1986—2005 гг. показал, что в пяти водоемах флористический состав остался неизменным, в двух произошло незначительное уменьшение числа видов растений, а в остальных — увеличение. В 1986 г. каждый водоем содержал от 1 до 16 видов, в 1995 — от 2 до 19, а по последним данным — от 2 до 39. В 12 прудах отмечено менее 10 видов растений. Наибольшие изменения произошли в Верхнем южном пруду, расположенном на ул. Воронежской. В 1995 г. в нем было отмечено 19 видов, а в 2005 г. — 39. Увеличение водной флоры произошло с 8 до 20 видов, прибрежной — с 11 до 19 видов. Появление таких гидрофитов, как *Potamogeton natans* L., *P. crispus*, *P. nodosus*, *P. pectinatus*, связано с заносом плодов и семян водоплавающими птицами, которые стали гнездиться здесь в последние годы. Увеличение видового разнообразия прибрежных видов объясняется возникновением более благоприятных условий для их обитания. Раньше почва вдоль всего берега вплоть до уреза воды была сильно уплотнена. В результате организации экопарка были созданы пешеходные тропинки, расположенные в 10—15 м от водоема, благоустроены уголки отдыха для горожан, в прибрежной зоне распространились *Bidens cernua* L., *B. frondosa, Butomus umbellatus*, *Equisetum fluviatile*, *Eleocharis palustris*, *Lythrum salicaria*, *Scirpus tabernaemontani* и другие растения.

Бедность флоры большинства городских прудов связана с их изолированностью от гидрологической сети, особенностями урбанизированных условий и генезисом (13 из 25 водоемов являются копаными, 12 — овражными). Интересно отметить, что на территории Жигулевского государственного заповедника расположено 9 прудов приблизительного такого же возраста и копаного происхождения. Это позволяет провести сравнение искусственных водоемов на заповедной территории и в условиях города и дать объективную оценку влияния природных и антропогенных факторов на формирование их флоры. Копаные пруды заповедника характеризуются невысоким уровнем фиторазнообразия, каждый из них содержит от 5 до 19 видов. В целом в них зарегистрирован 41 вид высших растений из 19 семейств и 25 родов, большинство из которых представлено во флоре городских прудов (Матвеев, Соловьева, 1996; Матвеев и др., 1999). Специфичными видами для копаных прудов, существующих в условиях заповедного режима, являются *Fontinalis antipiretica* Hedv., *Potamogeton lucens* L., *P. trichoides* Cham. et Schlecht., *Juncus effusus* L., *J. bufonius* L. и *Callitriche cophocarpa* Sedtner. Самыми распространенными видами на сравниваемых водоемах среди гидрофитов являются *Lemna minor*, *L. trisulca* и *Spirodela polyrhiza*, среди прибрежных видов — *Alisma plantago-aquatica*, *Bidens tripartita*, *Lythrum salicaria* и *Typha angustifolia*. Заповедный режим водоемов исключил из состава флоры сорные и рудеральные виды, в то время как на сырых побережьях городских прудов, находящихся в условиях интенсивной рекреационной нагрузки, отмечены такие мезофиты, как *Ambrosia trifida* L., *Cyclachaena xantiifolia* (Nutt.) Fressen, *Chenopodium album* L., *C. glacum*, *Tripleurospermum perforatum* (Mérat) M. Lainz., *Urtica dioica* L., *Xanthium strumarium* L. и другие адвентивные и синантропные виды.

В 2005 г. впервые была изучена флора прудов Безымянской ТЭЦ г. Самары, где отмечено 36 видов, в том числе *Utricularia vulgaris* L. Этот вид отмечался в Самарских водоемах только в 1936 г. (Мельниченко, 1938). Здесь же встречены такие редкие для антропогенных водоемов виды растений, как *Potamogeton nodosus*, *Salvinia natans*, *Typha laxmannii* и *Phragmites altissimus*. Интересно отметить, что последние 2 вида указываются для флоры прудов карьерного происхождения в г. Ульяновске, вид *Utricularia vulgaris* отмечен в пойменной старице р. Свияги, на территории городского экопарка «Черное озеро» (Жуков и др., 1995; Раков, 2003).

Относительным флористическим разнообразием отличается пруд около школы № 154 Промышленного р-на. Следует отметить, что до 1990-х годов этот водоем находился в зеленой зоне Самары, а теперь расположен среди многоэтажных зданий в условиях сильного антропогенного пресса, что в дальнейшем может сказаться на изменении видового состава макрофитов. В настоящее время здесь отмечено 18 видов, в том числе *Salvinia natans*. Ее появление в городских прудах отмечено впервые в 2000 г. и, вероятнее всего, связано с гнездованием здесь утки-кряквы, хотя не исключено и сознательное занесение этого растения жителями микрорайона. Например, в Верхнем Южном пруду на ул. Воронежской летом 2005 г. были отмечены крупные отрезки корневищ нимфейных, помещенные в водоем работниками экологического парка с целью размножения.

Наиболее разнообразна флора прудов на ул. Воронежской (19—39 видов), в Ботаническом саду (23—28 видов) и на ул. И. Булкина (35 видов). Указанные водоемы имеют живописный вид, служат местом отдыха горожан, объектами экскурсий. В 1991 г. они получили статус памятников природы городского значения, однако водоохранный режим соблюдается не всегда (Головин, Соловьева, 1995).

В последние годы на прудах наиболее активно распространяются орнитохорные (*Potamogeton*, *Lemna*), анемохорные (*Epilobium*, *Salix*, *Typha*) и синантроп-

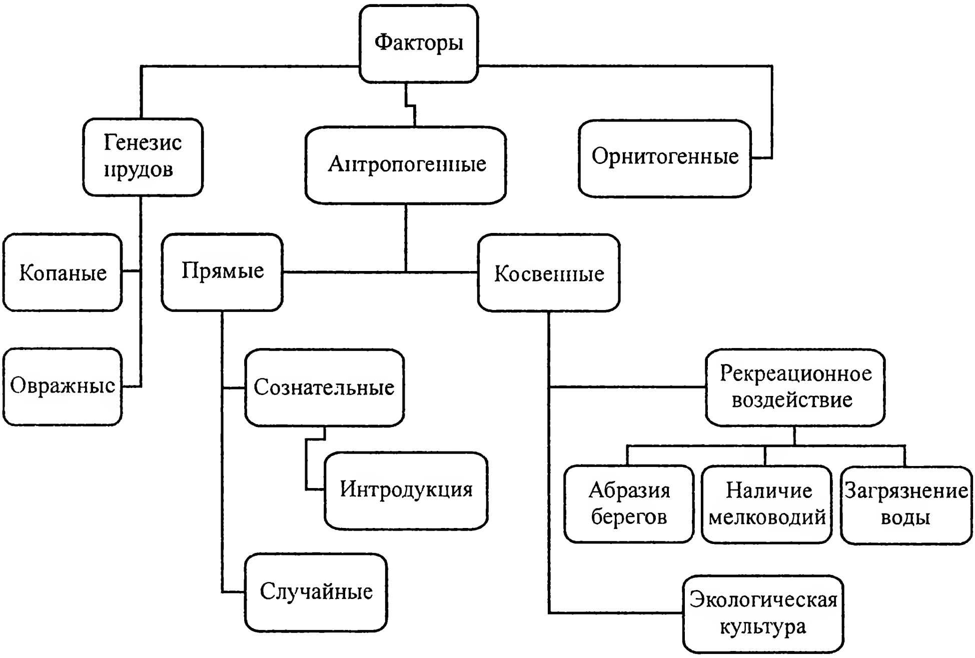


Рис. 3. Факторы формирования флоры городских прудов.

ные (*Ambrosia*, *Bidens* и др.) виды растений. Главными факторами формирования флоры служат орнитофауна, а также прямое и косвенное антропогенное влияние (рис. 3). Прямое воздействие проявляется в виде преднамеренного заноса растений (*Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *Riccia fluitans*, *Iris pseudacorus* L., *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf и др.) и случайного распространения ксенофитов (*Ambrosia trifida*, *Bidens frondosa*, *Echinocystis lobata*, *Impatiens glandulifera* и *Phragmites altissimus*).

Косвенными причинами, благоприятствующими активному расселению заносных видов в антропогенные водоемы, являются рекреационное использование и, как следствие этого, абразионный характер берегов, наличие мелководий с нарушенной прибрежно-водной растительностью, высокий минеральный и трофический уровень воды. В городских условиях важное значение в сохранении флористического разнообразия водоемов имеет культура населения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонов М. А., *Герасимов Ю. Л.* Видовой состав водных насекомых прудов ботанического сада г. Самара в 1998—1999 гг. // Бюл. «Самарская Лука». 2002. № 12. С. 289—291.

Бажанова Л. М., *Медякова О. А.* Химические показатели экологического состояния некоторых прудов г. Самары // Исследования в области биологии и методики ее преподавания: Межкафедр. сб. Самара, 2003. Вып. 2. С. 4—13.

Борисова М. А. О натурализации адвентивных видов в ценозах водоемов Ярославской области // Гидроботаника: методология, методы: Матер. школы по гидроботанике. Рыбинск, 2003. С. 153—155.

Гаевская И. С. Роль высших водных растений в питании животных пресных водоемов. М., 1966. 327 с.

Герасимов Ю. Л. Энтомофауна озер урбанизированных территорий // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья: прошлое, настоящее, будущее: Матер. междунар. совещ., посвящ. 10-летию Саратовского фил. ин-та проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцева РАН. Саратов, 2005. С. 113.

Головин В. Н., *Соловьева В. В.* Старинные пруды в городе Самаре // «Зеленая книга» Поволжья. Охраняемые природные территории Самарской области. Самара, 1995. С. 180—182.

Жуков К. П., *Масленников А. В.*, *Раков Н. С.* Водные и прибрежно-водные растения пойменных сообществ экопарка «Черное озеро» // Четвертая Всероссийская конференция по водным растениям: Тез. докл. Борок, 1995. С. 37—38.

Кирвель И. И., *Лопух П. С.*, *Широков В. М.* Благоустройство малых водосборов искусственными водоемами. Минск: Бюл. НИИНТИ. 1989. 63 с.

Кособокова С. Р. Консорционный анализ поверхностно-плавающих гидрофитов водоемов г. Астрахани: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань, 2003. 19 с.

Королева Л. Я. К познанию флоры прудов города Самары: Дипломная работа. Рукопись. 1978. 26 с.

Лапиров А. Г. Основные термины и понятия гидроботаники // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 2. С. 113—119.

Лапиров А. Г. Экологические группы растений водоемов // Гидроботаника: методология и методы. Матер. школы по гидроботанике (Борок, 8—12 апреля 2003 г.). Рыбинск, 2003. С. 5—22.

Матвеев В. И., *Соловьева В. В.* К познанию флоры материковых водоемов Жигулевского заповедника // Самарская Лука. 1996. № 7. С. 213—218.

Матвеев В. И., *Соловьева В. В.*, *Саксонов С. В.* Флора и растительность материковых водоемов Жигулевского заповедника // Самарская Лука на пороге третьего тысячелетия: Матер. к докл. «Состояние природного и культурного наследия Самарской Луки». Тольятти, 1999. С. 103—105.

Матвеев В. И., *Соловьева В. В.*, *Саксонов С. В.* Экология водных растений: Учебное пособие. Изд. 2. Самара, 2005. 282 с.

Матвеев В. И., *Соловьева В. В.*, *Семенов А. А.* Гидрофиты Самарской области // Ботанические исследования в азиатской России: Матер. XI съезда Русского Бот. о-ва. Т. 1. Барнаул, 2003. С. 369—370.

Мельниченко З. А. К вопросу о составе микро- и макрофлоры непроточных водоемов окрестностей г. Куйбышева // Уч. зап. Куйбышевского пединститута. 1938. Вып. 1. С. 57—61.

Негробов В. В., *Хмелев К. Ф.* Консорционный анализ семейства кувшинковых (*Nymphaeaceae* Salisb.) бассейна Среднего Дона. Воронеж, 1999. 184 с.

Папченков В. Г., Соловьева В. В. Флора прудов Среднего Поволжья // Бюл. «Самарская Лука». 1993. № 4. С. 172—190.

Папченков В. Г., Соловьева В. В. Анализ флоры прудов Среднего Поволжья // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 7. С. 59—67.

Папченков В. Г., Щербаков А. В., Лапиров А. Г. Основные гидроботанические понятия и сопутствующие им термины // Гидроботаника: методология и методы. Матер. школы по гидроботанике (Борок, 8—12 апреля 2003 г.). Рыбинск, 2003. С. 27—38.

Раков Н. С. Флора города Ульяновска и его окрестностей. Ульяновск, 2003. 216 с.

Салтыков А. В. Опыт создания Свияжской эколого-рекреационной зоны в г. Ульяновске // Охраняемые природные территории. Проблемы выявления, исследования, организации систем: Тез. докл. Междунар. науч. конф. Пермь, 1994. С. 141—142.

Садчиков А. П., Кудряшов М. А. Экология прибрежно-водной растительности. М., 2004. 220 с.

Семенов А. А., Бунеев С. С. Флора гидрофитов города Самары // Исследования в области биологии и методики ее преподавания: Межкаф. сб. Самара, 2003. Вып. 2. С. 243—248.

Синицкий А. В. Характеристика сапробности прудов на территории г. Самары // Бюл. «Самарская Лука»; 2004. № 4. С. 215—221.

Соловьева В. В. Флора и растительность прудов г. Куйбышева // Вторая Всерос. конф. по высш. водн. и прибр.-водн. раст.: Тез. докл. Борок, 1988. С. 45—46.

Соловьева В. В. Комплексный анализ флоры антропогенных аквальных экосистем Самарской области // Изв. Самарского науч. центра РАН. Спец. вып. «Актуальные проблемы экологии». Самара, 2005. Вып. 4. С. 276—286.

Соловьева В. В., Матвеев В. И. Влияние антропогенного фактора на формирование флоры и растительности прудов города Куйбышева // Интродукция и акклиматизация. Охрана и использование растений. Куйбышев, 1990. С. 114—133.

Соловьева В. В., Дашутин А. П. Динамика флоры прудов г. Самары за последние 20 лет // Взаимодействие природы и человека на границе Европы и Азии: Тез. докл. Самара, 1996. С. 101—103.

Тишина О. В., Семенов А. А., Силаева М. В., Ясюк В. П. Воронежские пруды как экосистемы // Исследования в области естественных наук и образования: Межвуз. сб. науч.-исслед. работ преподавателей и студентов. Самара, 2005. С. 239—249.

Черная Г. А. Классификация переувлажненных экосистем Лесостепи Украины // V Всерос. конф. по водным растениям «Гидроботаника 2000»: Тезисы докладов. Борок, 2000. С. 233—234.

Ясюк В. П. Воронежские пруды: история, биота, экология // Краеведческие записки. Самара, 2004. Вып. 13. С. 88—97.

Bilan I. Les proliférations végétale aquatiqts en France: caractères biologiques et ecologiques des principales espèceses et milieux propices // BFPP: Bull. Fr. Pêche et piscicult. 2002. N 365—366. P. 237—258.

Koch U. V. Okologische Aspecte der Ausbreitung von *Bidens frondosa* L. in Mitteleuropa Verdangter *Bidens tripartita* L. // Flora. 1988. Bd 180. S. 3—4.

SUMMARY

The present flora of the Samara city ponds has been analyzed. The dynamics of species composition and of the structure of plant ecological groups under influence of natural and anthropogenic factors over different periods of the study are resulted.

УДК 581.526.45 (212.6) + (477.41)	Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 5

© В. И. Мельник, В. В. Гриценко

ЛУГОВЫЕ СТЕПИ КИЕВСКОГО ПЛАТО

V. I. MELNIK, V. V. GRITSENKO. THE MEADOW STEPPES OF THE KIEV PLATEAU

Национальный ботанический сад им. Н. Н. Гришко НАН Украины
01014 Киев, ул. Тимирязевская, 1
Тел. (044)-285-04-80
Факс (044)-285-26-49
E-mail: melnik@botanical-garden.kiev.ua
Поступила 21.04.2005
Окончательный вариант получен 28.11.2006

Приведены сведения о распространении лугово-степных сообществ. В настоящее время на Киевском плато насчитывается 70 участков луговых степей. Описаны наиболее интересные из них в фитоценотическом и фитосозологическом отношении. Отмечены редкие виды растений в составе лугово-степных сообществ. Предложены рекомендации по созданию ботанических заказников и памятников природы (ботанических объектов).

Ключевые слова: луговые степи, Киевское плато, редкие виды растений.

Участки луговых степей на Киевском плато находятся на северо-восточном пределе распространения в Правобережной лесостепи Украины (Білик, 1973, 1977; Осычнюк, 1982). В фитоценотической и ботанико-географической литературе они охарактеризованы неполно. Недостаточное количество данных о распространении лугово-степных сообществ, о состоянии их растительного покрова, о существующих ныне местонахождениях редких видов степных растений является препятствием в деле организации охраны участков степной растительности на Киевском плато.

В 1996—2006 гг. нами проведено ботанико-географическое изучение луговых степей Киевского плато.

Территория Киевского плато занимает пространство от 49°38′ до 50°32′ с. ш. Плато приурочено к северо-восточному склону Украинского кристаллического щита и орографически представляет собой платоподобное поднятие на правобережье р. Днепр. На севере Киевское плато граничит с Полесской низменностью, на западе и юге к нему примыкает Приднепровская возвышенность. Восточной границей плато является долина р. Днепр.

Природные условия Киевского плато охарактеризованы в ряде работ (Порывкина, 1968; Природа..., 1972; Мариныч и др., 1985; Вернандер, 1986; Киевское..., 1988; Клімат..., 2003). Характерен долинно-балочный тип рельефа. По склонам р. Днепр наблюдается развитие древних и современных эрозионных и оползневых процессов. Климат умеренно континентальный. Годовая сумма осадков — 500—600 мм. Средняя температура воздуха в январе –6 °С, в июле — +19.5 °С. Поверхность Киевского плато покрыта мощной толщей лёссов и лёссовидных суглинков. Под луговыми степями сформировались типичные малогумусные черноземы, под лесами — оподзоленные черноземы, темно-серые и серые лесные почвы.

Согласно геоботаническому районированию Украины (Лавренко, 1947; Білик, 1977), Киевское плато относится к двум геоботаническим округам: Староконстантиновско-Белоцерковскому и Уманско-Каневскому, которые входят в Подольско-Среднеприднепровскую подпровинцию Восточноевропейской провинции Европейско-Сибирской лесостепной области.

На Киевском плато пашнями занято 76.5 % территории. Леса и луговые степи занимают незначительные площади. Доля лесов — 4.5, луговых степей — менее 1 % (Киевское..., 1988). Сообщества луговых степей небольшие по площади, они встречаются на склонах балок, оврагов, холмов, курганов, городищ чаще южной, юго-восточной и юго-западной экспозиций, крутизной до 75°.

Первые сведения о местонахождениях видов растений, произрастающих на лугово-степных участках Киевского плато, появились во второй половине XIX в. в работах А. С. Роговича (1868, 1869), А. Л. Андржиевскго (1869), В. В. Монтрезора (1886—1891), И. Ф. Шмальгаузена (1886). В первой половине XX в. изучались флора и растительность лугово-степных участков Киевского плато (Семенкевич, 1925, 1926; Дирдовський, 1931; Гродзінський, 1928, 1929; Клеопов, 1933, 1935; Кришталь, 1947). Во второй половине XX и в начале XXI в. изучением флоры, растительности и редких видов растений луговых степей Киевского плато занимались многие ботаники (Бортняк, 1975, 1984; Любченко и др., 1977, 1980, 1985, 1991; Чопик и др., 1984, 1998; Шеляг-Сосонко и др., 1984; Нечитайло и др., 1986, 2002; Бортняк, Любченко, 1987; Бортняк и др., 1993; Погребенник и др., 1987, 1989; Лаптев и др., 1992; Падун, Вольвач, 1993; Фіцайло, 2000; Гелюта и др., 2001; Куземко, 2002; Коротченко, Фіцайло, 2003; Кучерява и др., 2003). Однако сведения о лугово-степной растительности Киевского плато фрагментарные и неполные. Некоторые интересные в фитосозологическом отношении участки ранее не обследовались и в ботанической литературе не описаны. Отсутствуют обобщающие работы.

На основании литературных данных и результатов экспедиционных исследований нами собраны данные обо всех известных участках луговых степей в регионе и впервые составлен список и картосхема (см. рисунок) распространения лугово-степных сообществ на Киевском плато. На настоящий момент в регионе выявлено 70 участков лугово-степной растительности. Не сохранились сообщества луговых степей, которые упоминались в литературе до 1935 г., сейчас там сельскохозяйственные угодья.

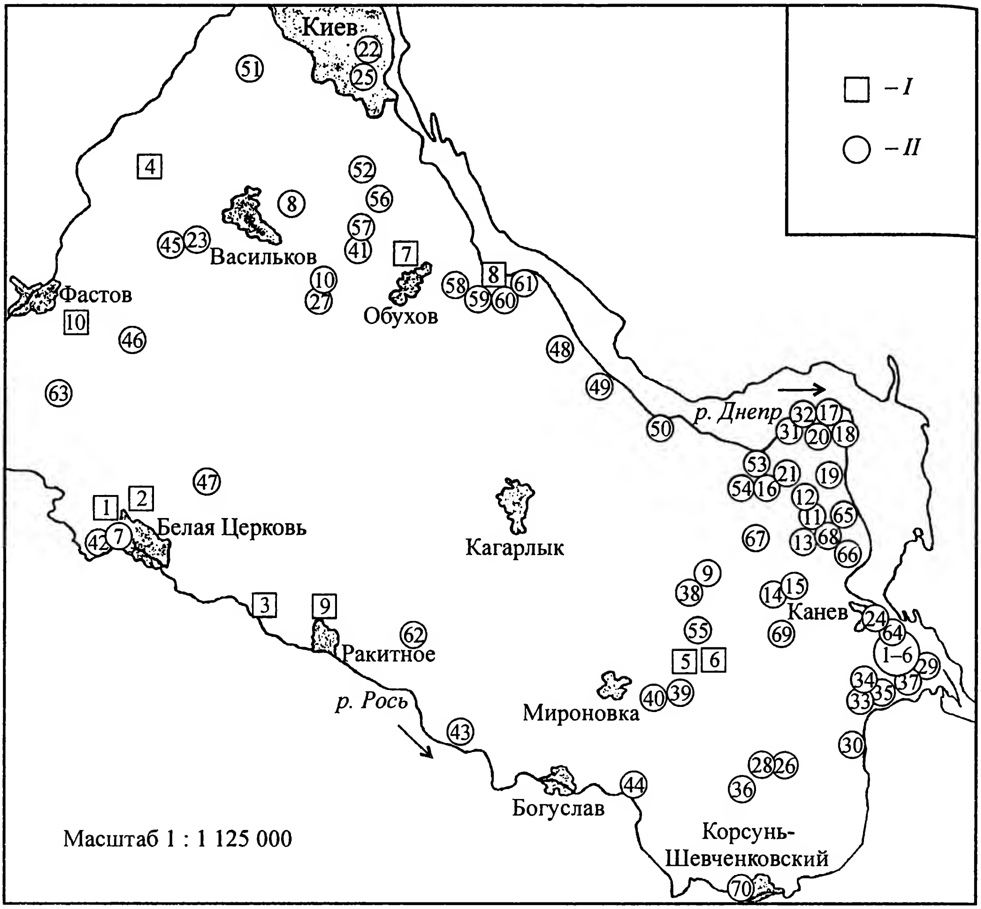
Участки луговых степей чаще встречаются в юго-восточной части региона. Они представлены преимущественно небольшими по площади фрагментами первичных лугово-степных сообществ либо вторичными сообществами, приуроченными к формам рельефа антропогенного происхождения — курганам, городищам, на месте сведенных лесов. Вторичные лугово-степные сообщества по своей структуре близки к первичным, однако их флористический состав беднее.

Наибольший по площади (88 га) участок первичных лугово-степных сообществ на Киевском плато, отличающийся наибольшим флористическим и фитоценотическим разнообразием, сохранился в урочище «Тулинецкие Перелески», которое ныне имеет статус ботанического заказника и находится в окрестностях с. Тулинцы Мироновского р-на Киевской обл. Флористические особенности этого участка луговой степи были отмечены М. М. Бортняком с соавт. (1993), которые выявили 279 видов высших сосудистых растений из 170 родов и 46 семейств, ряд редких и доминирующих видов растений.

По нашим данным (Мельник, Гриценко, 2005), лугово-степная растительность урочища «Тулинецкие Перелески» представлена 8 формациями (Botriochloeta ischaemi, Bromopsideta inermis, Calamagrostideta epigeii, Cariceta humilis, Festuceta valesiaceae, Poeta angustfoliae, Stipeta capillatae, Stipeta pennatae) и 49 ассоциациями, которые ранее отмечались для других участков луговых степей Украины (Продромус..., 1991). В сообществах выявлено 36 редких для Киевского плато видов: *Adonis vernalis*,[1] *Allium flavescens*, *Anemone sylvestris*, *Aster bessarabicus*, *Astragalus dasyanthus*, *Carex humilis*, *Cephalaria uralensis*, *Cerasus fruticosa*, *Clematis integrifolia*, *Galatella linosyris*, *Dianthus pseudobarbatus*, *D. membranaceus*, *Eremogone micradenia*,

---

[1] Латинские названия видов растений приведены по С. К. Черепанову (1995).



Распространение лугово-степных сообществ на Киевском плато (масштаб 1 : 850 000).

Участки лугово-степной растительности, которые упоминались: *I* — до 1935 г., не сохранились до наших дней; *II* — после 1935 г. Киевская обл. Белоцерковский р-н. 1. Окр. г. Белая Церковь, урочище «Товства». 2. Окр. хутора Терезино. 3. Окр. с. Сухолесы. Васильковский р-н. 4. Окр. с. Дзвонковое. Мироновский р-н. 5. Окр. с. Козин. 6. Окр. с. Емчиха. Обуховский р-н. 7. Окр. с. Нещерова, степной склон «Лысой горы». 8. Окр. г. Триполье, на берегу р. Днепр. Ракитнянский р-н. 9. Окр. с. Житние Горы. Фастовский р-н. 10. Окр. г. Фастова. Киевская обл. г. Киев. 1. Голосеевский региональный ландшафтный парк, урочище «Лысая гора», на южных склонах. 2. Памятник природы «Природный объект целины» (ботанический объект). Г. Белая Церковь. 3. Дендрологический парк «Александрия», на «Палиевой горе». 4. Окр. «Александрии», от «Палиевой горы» вверх по течению р. Рось. Богуславский р-н. 5. На север от с. Саварка. 6. Окр. с. Половецкое. Васильковский р-н. 7. Ландшафтный заказник «Васильковские Карпаты», окр. с. Большая Бугаевка. 8. Памятник природы «Омелькова гора» (ботанический объект), с. Большая Солтановка. 9. Склоны холмов южнее с. Большая Солтановка. 10. Курган «Перепятиха» на юго-запад от с. Марьяновка. 11. Курган около с. Лосятин. Кагарлыкский р-н. 12. Окр. с. Стайки. 13. Курган на выезде из с. Гребинки на г. Ржищев. 14. Окр. г. Ржищев. Киево-Святошинский р-н. 15. Окр. с. Крюковщина, юго-восточный склон справа от ж.-д. пути г. Киев—г. Фастов. 16. Между с. Кременище и с. Ходосовка. Мироновский р-н. 17. Окр. с. Ходоров, высокий приднепровский холм. 18. Региональный ландшафтный парк «Трахтемиров»: на юго-запад от с. Ромашки, между урочищами «Попов лес» и «Липки». 19. На север от с. Грушева, по правой стороне дороги Грушев—Ходоров. 20. Ботанический заказник «Тулинецкие Перелески», южнее с. Тулинцы. 21. Северо-восточная окрестность с. Шандра, урочище «Шандровский лес» на опушках. 22. Окр. с. Масловка, степной склон. 23. На северо-восток от с. Центральное, склоны балки. 24. Между селами Андреевка и Центральное, склоны балки. Обуховский р-н. 25. Окр. с. Подгорцы. 26. Окр. с. Старые Безрадичи. 27. «Городище Городок» в 1.5 км на юго-запад от с. Старые Безрадичи, склоны. 28. Ландшафтный заказник «Копачевские склоны», южнее с. Копачев. 29. Заповедное урочище «Веремъя», окр. с. Копачев. 30. Между городами Обухов и Триполье. 31. Окр. с. Щербановка. 32. Окр. с. Жуковцы, около р. Иванковитицы. 33. Окр. с. Витачев. Ракитнянский р-н. 34. Городище около с. Шарки. Фастовский р-н. 35. Курган на северо-запад от с. Елизаветовка к с. Кищенцы. Черкасская обл. г. Канев. 36. Памятник природы «Лысая гора» (ботанический объект). 37. «Слон гора» при выезде из г. Канева на юго-восток. Каневский р-н. 38—43. Каневский природный заповедник: 38) «Большое Скифское» городище; 39) «Малое Скифское» городище;

Gentiana cruciata, *Hieracium virosum*, *Iris hungarica*, *Jurinea calcarea*, *J. salicifolia*, *Linum flavum*, *L. perenne*, *Orthanthella lutea*, *Pedicularis kaufmannii*, *Pulsatilla ucrainica*, *Ranunculus illiricus*, *Salvia betonicifolia*, *S. nutans*, *Serratula lycopifolia*, *Seseli tortuosum*, *Silene exalata*, *Spiraea crenata*, *S. litwinowii*, *Stipa capillata*, *S. pennata*, *Syrenia cana*, *Taraxacum serotinum*, *Viola collina* (Мельник, Гриценко, 2005).

Другие участки луговых степей на Киевском плато занимают значительно меньшие площади. Приводим характеристики тех участков, которые ранее в ботанической литературе не были описаны и обследованы нами.

Наиболее северный для Киевского плато и Правобережной лесостепи Украины в целом фрагмент луговой степи площадью 0.5 га (ныне памятник природы (ботанический) «Природный объект целины») выявлен нами в южной части г. Киева на крутом (70—75°) сухом, хорошо прогреваемом обрыве юго-восточной экспозиции. Почвы в верхней его части слабо смытые, в средней и нижней — средне- и сильносмытые. Растительный покров представлен сообществами формации Stipeta capillatae, количество видов — 20—25. Общее проективное покрытие (ОПП) травостоя — 35—45 %, его основу составляет *Stipa capillata* (30—40 %). Часто встречаются *Euphorbia cyparissias*, *Hylotelephium reprechtii*, *Artemisia marschalliana*, *Galium verum*, *Asparagus officinalis*, в нижней части склона — *Eryngium campestre*. Нами выявлен редкий для Киевского плато *Dianthus membranaceus*. Выделяется асс. Stipetum (capillatae) purum.

Лугово-степные сообщества южнее с. Большая Солтановка в Васильковском р-не Киевской обл. приурочены к склонам холмов и балок. Пологие склоны интенсивно используются как пастбища, поэтому луговые степи хорошо сохранились лишь местами, на самых крутых и недоступных склонах. Наибольшие площади (в несколько десятков га) занимают сообщества формации Botriochloeta ischaemi, которые приурочены к верхней и средней части склонов разной экспозиции крутизной 40—60°. Количество видов в сообществе — 20—30. ОПП травостоя — 70—90 %. Его основу составляет *Botriochloa ischaemum* (60—80 %). Часто встречаются *Festuca valesiaca* (до 20 %), *Eryngium campestre* (5—10 %). Выделяются ассоциации Botriochloetum (ischaemii) festucosum (valesiacae) и Botriochloetum (ischaemii) purum. Реже встречаются сообщества формации Festuceta valesiacae.

Наиболее интересным в фитосозологическом отношении в окрестностях с. Большая Солтановка является крутой (45—50°) юго-восточный склон «Омельковой горы» площадью 3 га (Мельник, 2001; Мельник, Гриценко, 2003; Мельник, Парубок, 2004). Ныне эта территория имеет статус памятника природы (ботанический объект). Здесь нами выявлено 140 видов сосудистых растений. В растительном покро-

---

40) «Марьина гора»; 41) урочище «Грушки»; 42) «Тарасова» («Чернечья») гора; 43) урочище «Гора Пластунка». 44—50. Региональный ландшафтный парк «Трахтемиров»: 44) заповедное урочище «Большие валки», на север от с. Трахтемиров; 45) заповедное урочище «Мушина гора», южнее с. Трахтемиров; 46) урочище «Монастырек», северо-восточнее с. Трахтемиров; 47) окр. урочища «Зарубинцы», северо-восточнее с. Луковица; 48) гора «Баштанище», на запад от с. Луковица; 49) урочище «Городок», южнее с. Григоревка; 50) при выезде из с. Малый Букрин на юго-запад, склоны слева от дороги. 51. Ботанический заказник «Баранов яр», с. Пшеничники. 52. Ботанический заказник «Руды», с. Пшеничники. 53. Ботанический заказник «Баранов яр», окр. с. Трощин. 54. Ботанический заказник «Куриловский», с. Куриловка. 55. Ботанический заказник «Котлован», с. Куриловка. 56. Заповедное урочище «Малый курган», на запад от с. Пекари. 57. Заповедное урочище «Старославянское городище», с. Пекари. 58. Заповедное урочище «Карапыши», восточнее с. Кононча. 59. Заповедное урочище «Лупинин яр», восточнее с. Кононча. 60. Заповедное урочище «Яремина гора», с. Кононча. 61. Заповедное урочище «Майчина гора», с. Поташня. 63. Заповедное урочище «Перегонка», с. Поташня. 64. Заповедное урочище «Монашье провалье», с. Мельники. 65. Урочище «Казацкий шпиль», с. Бучак. 66. Окр. с. Студенец. 67. Урочище «Твердолищина», окр. с. Потапцы. 68. Окр. с. Глинча. 69. Урочище «Шербаха», окр. с. Степанцы. Корсунь-Шевченковский р-н. 70. Западнее г. Корсунь-Шевченковский, левый берег р. Рось.

ве в средней и верхней части склона преобладают сообщества формации Festuceta valesiacae. Количество видов растений — 28—40. В кустарниковом ярусе встречаются *Chamaecytisus austriacus* и *Genista tinctoria*. ОПП травостоя — 90—95 %. Вертикальная дифференциация выражена нечетко. В первом подъярусе отмечены *Calamagrostis epigeios* (до 15 %), *Elytrigia intermedia* (до 20 %), *E. repens* (до 15 %), *Filipendula vulgaris*, *Salvia pratensis*. Основу второго подъяруса составляет *Festuca valesiaca* (50—80 %). Отмечены *Adonis vernalis* (менее 1 %), *Agrimonia eupatoria*, *Amoria montana*, *Asperula cynanchica*, *Astragalus cicer*, *Campanula sibirica*, *Eryngium campestre*, *E. planum*, *Falcaria vulgaris*, *Galium verum* (до 15 %), *Hypericum perforatum*, *Knautia arvensis*, *Medicago romanica*, *Onobrychis arenaria*, *Origanum vulgare*, *Potentilla argentea*, *P. impolita*, *Trifolium alpestre*, *Scabiosa ochroleuca*, *Stachys recta*, *Thalictrum minus*, *Veronica incana*, *V. spicata* и другие виды. Третий подъярус образован *Fragaria viridis*, *Carex humilis* (5—10 %), *Teucrium chamaedrys*, *Thymus marschallianus*. Выделяются ассоциации Festucetum (valesiacae) calamagrostidosum (epigeoris), Festucetum (valesiacae) caricosum (humilis), Festucetum (valesiacae) elytrigiosum (intermediae), Festucetum (valesiacae) elytrigiosum (repentis), Festucetum (valesiacae) galiosum (veri). Нами выявлено 5 редких видов: *Adonis vernalis*, *Anemone sylvestris*, *Carex humilis*, *Dianthus membranaceus*, *Pulsatilla ucrainica*.

Первичные лугово-степные сообщества (на площади около 12 га) хорошо сохранились на крутых (30—50°) южных и юго-западных склонах балки, которая находится в 1.5 км на северо-восток от с. Центральное Мироновского р-на Киевской обл. (земли Мироновского института пшеницы им. В. М. Ремесла). Растительный покров представлен сообществами формаций Festucetum valesiacae, Poeta angustifoliae и редкими сообществами Stipeta pennatae, Amygdaleta nanae.

Сообщества формации Festuceta valesiacae занимают верхние и средние части склонов. Количество видов — 25—35. Травостой с 3 подъярусами, его ОПП — 70—80 %. 1-й подъярус формируют *Stipa pennata* (до 15 %), *Elytrigia intermedia* (до 15 %), *E. repens* (до 15 %), *Salvia pratensis* (до15 %). Основу 2-го подъяруса составляет *Festuca valesiaca* (40—50 %) с участием *Poa angustifolia* (до 20 %), *Amoria montana* (5 %) и других видов. 3-й подъярус образован *Fragaria viridis*, *Carex humilis*. Выделяются ассоциации Festucetum (valesiacae) elytrigiosum (intermediae), Festucetum (valesiacae) elytrigiosum (repentis), Festucetum (valesiacae) poosum (angustifoliae), Festucetum (valesiacae) salviosum (pratensis), Festucetum (valesiacae) stiposum (pennatae).

Сообщества формации Poeta angustifoliae встречаются чаще в средней части склонов. Количество видов растений — 25—30. ОПП травостоя — 80—90 %. В 1-м подъярусе отмечены *Elytrigia repens* (до 20 %), *Salvia pratensis* (5—20 %), *Stipa pennata* (до 15 %). Основу 2-го подъяруса составляет *Poa angustifolia* (45—55 %) с участием *Festuca valesiaca* (до 20 %) и видов разнотравья. 3-й подъярус сформирован слабо. Выделяются ассоциации Poetum (angustifoliae) elytrigiosum (repentis), Poetum (angustifoliae) festucosum (valesiacae), Poetum (angustifoliae) salviosum (pratensis), Poetum (angustifoliae) stiposum (pennatae).

Сообщества формации Stipeta pennatae приурочены к верхней части склонов юго-западной экспозиции. Количество видов растений — 25—38. В кустарниковом ярусе единично встречаются *Chmaecytisus austriacus* и *C. ruthenicus*. Травостой с 3 подъярусами, его ОПП составляет 85—90 %. 1-й подъярус образован *Stipa pennata* (до 45 %) с участием *Salvia pratensis* (до 25 %), *S. nutans* (до 5 %). 2-й подъярус хорошо сформирован и представлен *Poa angustifolia* (до 15 %), из видов разнотравья преобладают *Adonis vernalis* (местами до 5 %), *Amoria montana* (до 5 %), *Trifolium alpestre*, *Stachys recta*. 3-й подъярус образован *Carex humilis*, *Fragaria viridis*, *Thymus marschallianus*. Выделяются ассоциации Stipetum (pennatae) poosum (angustifoliae), Stipetum (pennatae) salviosum (pratensis).

Сообщество формации Amygdaleta nanae приурочено к средней и нижней части склона. ОПП составляет 95—100 %. Кустарниковый ярус сформирован *Amygdalus nana* (местами до 80 %) с вкраплениями *Cerasus fruticosa*, *Spiraea crenata* и *Chmaecytisus austriacus*. В травостое отмечены: *Elytrigia repens* (5—15 %), *Eryngium campestre* (до 5 %), *Poa angustifolia* (5 %), *Thalictrum minus*, *Stachys recta*, *Fragaria viridis*. Выделяется асс. Amygdaletum (nanae) elytrigiosum (repentis).

На склонах балки нами выявлено 18 редких для Киевского плато видов растений: *Adonis vernalis*, *Amygdalus nana*, *Anemone sylvestris*, *Astragalus dasyanthus*, *Carex humilis*, *Cerasus fruticosa*, *Clematis integrifolia*, *Crocus reticulatus* (Гриценко, 2004б), *Eremogone micradenia*, *Fritillaria ruthenica*, *Iris hungarica*, *Lathyrus pannonicus*, *Pulsatilla ucrainica*, *Ranunculus illyricus*, *Salvia nutans*, *Spiraea crenata*, *Stipa capillata*, *S. pennata*. В литературе для данной территории ранее указывался только *Amygdalus nana* (Яценко, 1993).

Лугово-степные сообщества между селами Андреевка и Центральное в Мироновском р-не Киевской обл. приурочены к склонам балки разных экспозиций. Они занимают площадь около 10 га и представлены сообществами формации Festuceta valesiacae. Количество видов — 25—30. В кустарниковом ярусе встречается *Chmaecytisus austriacus* (до 10 %). Травостой с 3 подъярусами, его ОПП — 60—80 %. В 1-м подъярусе отмечены *Botriochloa ischaemum* (до 15 %), *Salvia pratensis* (до 20 %). 2-й подъярус образован *Festuca valesiaca* (40—60 %) и видами разнотравья. В 3-м подъярусе — *Fragaria viridis* (до 15 %) и *Thymus marschallianus* (до 15 %). Выделяются ассоциации Festucetum (valesiacae) botriochlosum (ischaemi), Festucetum (valesiacae) fragariosum (viridis), Festucetum (valesiacae) salviosum (pratensis), Festucetum (valesiacae) thymosum (marschalliani). Нами было выявлено 3 редких вида: *Astragalus dasyanthus*, *Linum hirsutum*, *Salvia nutans*.

Лугово-степные сообщества на территории ландшафтного заказника «Копачевские склоны» (30 га) в окрестностях с. Копачев Обуховского р-на Киевской обл. приурочены к наиболее повышенным участкам рельефа. Лугово-степная растительность представлена сообществами формаций Festucetum valesiacae, Poeta angustifoliae, Calamagrostideta epigeii.

Сообщества формации Festuceta valesiacae занимают верхние части склонов разных экспозиций. Количество видов — 25—28. В кустарниковом ярусе встречается *Chamaecytisus austriacus*. Травостой с 3 подъярусами, его ОПП — 75—80 %. 1-й подъярус сформирован *Elytrigia intermedia* (5—15 %), *E. repens*, *Stipa capillata* (до 15 %), *Salvia pratensis* (5—15 %). 2-й подъярус образован *Festuca valesiaca* (40—60 %) и видами разнотравья: *Medicago romanica* (до 15 %), *Adonis vernalis*, *Amoria montana*, *Eryngium campestre*, *Galium verum*, *Veronica incana* и др. 3-й подъярус составляют *Fragaria viridis*, *Teucrium chamaedrys*, *Carex humilis*. Выделяются ассоциации Festucetum (valesiacae) elytrigiosum (intermediae), Festucetum (valesiacae) medicagosum (romanicae), Festucetum (valesiacae) salviosum (pratensis), Festucetum (valesiacae) stiposum (capillatae).

Сообщества формации Poeta angustifoliae занимают в основном средние части склонов разных экспозиций крутизной 20—30°. Количество видов — 20—30. ОПП травостоя — 70—80 %. В 1-м подъярусе отмечены *Calamagrostis epigeios* (до 20 %), *Elytrigia repens* (до 20 %), *Salvia pratensis* (до 15 %). Основу 2-го подъяруса составляет *Poa angustifolia* (40—50 %) с участием *Festuca valesiaca* (до 20 %) и видов разнотравья: *Amoria montana*, *Anthyllis macrocephala*, *Gallium verum*, *Gypsophila paniculata*, *Medicago romanica* (до 15 %), *Thalictrum minus*, *Trifolium alpestre*.

3-й подъярус сформирован слабо. Выделяются ассоциации Poetum (angustifoliae) calamagrostidosum (epigeoris), Poetum (angustifoliae) elytrigiosum (repentis), Poetum (angustifoliae) festucosum (valesiacae), Poetum (angustifoliae) medicagosum (romanicae), Poetum (angustifoliae) salviosum (pratensis).

Сообщества формации Calamagrostideta epigeii приурочены к небольшим понижениям. Количество видов — 20—25. ОПП травостоя — 90—100 %. Его основу составляет *Calamagrostis epigeios* с участием *Elytrigia intermedia*, *E. repens* и других видов.

В лугово-степных сообществах ландшафтного заказника «Копачевские склоны» выявлено 11 редких для Киевского плато видов: *Adonis vernalis*, *Anemone sylvestris*, *Carex humilis*, *Dianthus membranaceus*, *Lathyrus pannonicus*, *Linum austriacum*, *Ornithogalum kochii*, *Phlomis pungens*, *Ranunculus illyricus*, *Salvia nutans*, *Stipa capillata*.

Лугово-степные сообщества на территории проектируемого памятника природы «Городище Городок» (ботанический объект), расположенного на юго-западной окраине с. Старые Безрадичи в Обуховском р-не Киевской обл., занимают площадь около 3 га. По преданию, вблизи этого места располагался древний славянский город Торч (Борейко и др., 1997). Городище представляет собой высокую гору, крутые (50—60°) склоны которой покрыты лугово-степной растительностью формаций Festuceta (valesiacae) и Stipeta capillatae. Сообщества формации Festuceta valesiacae приурочены к верхней части склонов разной экспозиции. Основу травостоя составляет *Festuca valesiaca*. На платообразной вершине городища выделяется асс. Festucetum (valesiacae) stiposum (pennatae). Сообщества формации Stipeta capillatae представлены на южном склоне и занимают площадь около 0.5 га. Количество видов растений — 15—20. В кустарниковом ярусе единично встречается *Lycium barbatum*. ОПП травостоя — 90—95 %. Основу 1-го подъяруса составляет *Stipa capillata* (35—45 %) с участием *Elytrigia intermedia* (5—10 %), *E. repens* (5—10 %), *Salvia pratensis*. Во 2-м подъярусе отмечены *Festuca valesiaca* (10—20 %), *Agrimonia eupatoria*, *Galium verum*, *Euphorbia cyparissias*, *Verbascum phoeniceum*. 3-й подъярус сформирован слабо. Выделяется асс. Stipetum (capillatae) festucosum (valesiacae). На склонах городища нами выявлено 2 вида, внесенные в Красную книгу Украины (Червона..., 1996): *Stipa capillata* и *S. pennata*.

В целом флора луговых степей Киевского плато насчитывает 580 видов высших сосудистых растений, которые относятся к 276 родам, 56 семействам. Луговые степи Киевского плато представлены сообществами формаций Festuceta valesiacae, Poeta angustifoliae, Calamagrostideta epigeii, Bromopsidera inermis, Botriochloeta ischaemi, Stipeta capillatae, Stipeta pennatae, Cariceta humilis, Amygdaleta nanae (эколого-фитоценотическая классификация).

В составе луговых степей на Киевском плато насчитывается 92 редких вида. Из них *Astragalus dasyanthus* занесен в Красный список МСОП (Мосякін, 1999). 3 вида — *Astragalus dasyanthus*, *Senecio boristhenicus*, *Tragopogon ucrainicus* — занесены в Европейский Красный список (European..., 1991). Семь видов занесены в Красную книгу Украины (Червона..., 1996): *Astragalus dasyanthus*, *Bulbocodium versicolor*, *Crocus reticulatus*, *Fritillaria ruthenica*, *Pulsatilla ucrainica*, *Stipa capillata*, *S. pennata*. Нами выделено 83 редких для Киевского плато вида растений, которые в настоящее время встречаются в регионе исследований лишь в виде немногочисленных изолированных популяций. Это *Allium flavescens*, *Amygdalus nana*, *Astragalus danicus*, *Asyneuma canescens*, *Carex humilis*, *Cephalaria uralensis*, *Cerasus fruticosa*, *Clematis integrifolia*, *Crambe tataria*, *Hyacinthella leucophaea*, *Jurinea calcarea*, *Linum flavum*, *L. hirsutum*, *Muscari neglectum*, *Pedicularis kaufmannii*, *Salvia betonicae-*

folia и некоторые другие. Можно считать исчезнувшими *Adonis wolgensis*, *Ajuga laxmannii*, *Bellevalia sarmatica*, *Iris pumila*, поскольку они отмечались в регионе более 70 лет назад.

Особый интерес представляет местонахождение *Bulbocodium versicolor* на Киевском плато, которое находится вблизи северной границы ареала вида (Мельник и др., 2006).

На лугово-степных участках Киевского плато встречаются растительные сообщества, занесенные в «Зеленую книгу Украинской ССР» (1987) и подлежащие охране: Amygdaleta nanae, Cariceta humilis, Stipeta capillatae, Stipeta pennatae.

Луговые степи имеют важное значение для изучения генезиса растительного покрова региона, являются своеобразными очагами сохранения реликтовых, редких и исчезающих видов и заслуживают охраны. Они охраняются на территории Каневского природного заповедника, дендрологического парка «Александрия», региональных ландшафтных парков «Голосеевский» и «Трахтемиров», ландшафтных заказников «Васильковские Карпаты» и «Копачевские склоны», ботанических заказников «Руды», «Баранов яр», «Куриловский», «Котлован», памятника природы (ботанический объект) «Лысая гора», заповедных урочищ «Гайдамацкое», «Веремъя», «Перегоновка», «Старославянское городище», «Майчина гора», «Мушина гора», «Большие валки», «Лупинин яр», «Карапыши», «Яремина гора», «Монашье провалье», «Малый курган».

В результате наших экспедиционных исследований разработаны научные обоснования (Мельник, 2001; Гриценко, 2004а), и образованы новые объекты природно-заповедного фонда для охраны лугово-степных сообществ и редких видов растений в их составе. В 1997 г. был создан памятник природы «Природный объект целины» (ботанический объект, 0.5 га) в г. Киеве; в 1999 г. — ботанический заказник «Тулинецкие Перелески» (88 га) в урочище «Тулинецкие Перелески» в окрестностях с. Тулинцы в Мироновском р-не; в 2002 г. — памятник природы «Омелькова гора» (ботанический объект, 3 га) в урочище «Валки» в окрестностях с. Большая Солтановка в Васильковском р-не Киевской обл. Нами поданы научные обоснования для создания ботанического заказника «Мироновский» (12 га) северо-восточнее с. Центральное и ботанического заказника «Астрагал» (10 га) между селами Андреевка и Центральное в Мироновском р-не, памятнике природы «Городище Городок» (3 га) на юго-западной окраине с. Старые Безрадичи в Обуховском р-не Киевской обл.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андржиевский А. Л. Наблюдения о местонахождениях замечательных растений здешней флоры, преимущественно дикорастущих в окрестностях Ставища и в ближайших к нему местностях // Обозрение семенных и высших споровых растений, входящих в состав флоры губерний Киевского учебного округа: Волынской, Подольской, Киевской, Черниговской и Полтавской. Киев, 1869. С. 297—208.

Білик Г. І. Лучні степи // Рослинність УРСР, степи, кам'янисті відслонення, піски. Київ, 1973. С. 33—94.

Білик Г. І. Європейсько-Сибірська лісостепова область // Геоботанічне районування Української РСР. Київ, 1977. С. 140—194.

Борейко В. Є., Мельник В. І., Грищенко В. М., Листопад О. Г. Гордість заповідної Київщини. Серія: охорона дикої природи. Київ, 1997. Вип. 4. 127 с.

Бортняк М. М. Матеріали до флори Київської області // Укр. бот. журн. 1975. Т. 32. № 4. С. 445—448.

Бортняк М. М. Види роду *Carex* L. у флорі Київської області // Укр. бот. журн. 1984. Т. 41. № 1. С. 55—58.

Бортняк М. М., Любченко В. М. Зростання рідкісних для флори УРСР видів *Crataegus ucrainica* Pojark. і *C. klokovii* Ivaschin (*Rosaceae*) на Київщині // Укр. Бот. журн. 1987. Т. 43. № 1. С. 94—96.

Бортняк М. М., Войтюк Ю. О., Любченко В. М., Голяченко Т. В. Флористичні особливості ділянки степу Шандра-Тулинці (Київська область, Україна) // Укр. Бот. журн. 1993. Т. 50. № 2. С. 122—125.

Вернандер Н. Б. Почвы лесостепной зоны // Природа Украинской ССР. Почвы. Киев, 1986. С. 105—120.

Гелюта В. П., Макаренко Л. П., Тимченко І. А., Драпайло Н. М. Рідкісні рослини регіонального ландшафтного парку «Трахтемирів» // Укр. Бот. журн. 2001. Т. 58. № 5. С. 604—609.

Гриценко В. В. Проблеми охорони лучно-степових ділянок на Київщині // Біорізноманітність флори: проблеми збереження і раціонального використання. Репродуктивна здатність рослин як основа їх збереження і поширення в Україні. Матеріали Міжнародної наукової конференції. Львів, 2004а. С. 99—100.

Гриценко В. В. Crocus reticulatus Stev. ex Adam (*Iridaceae*) на Київському плато // Й. К. Пачоський та сучасна ботаніка (Відп. ред. М. Ф. Бойко). Херсон: Айлант, 2004б. С. 264—268.

Гродзінський М. К. Природна рослинніс Білоцерківщини // Білоцерківське краєзнавче товариство. Біла Церква, 1928. Т. 1. Вип. 4. С. 5—33.

Гродзінський М. К. Матеріали до флори Білоцерківщини // Записки Білоцерківського с/г політехнікуму. 1929. Т. 1. Вип. 1. С. 9—22.

Дирдовський В. У. До флори Білоцерківщини // Записки Маслівського ін-ту селекції. 1931. Т. 4. С. 127—141.

Зеленая книга Украинской ССР: Редкие, исчезающие и типичные, нуждающиеся в охране растительные сообщества / Под ред. Ю. Р. Шеляг-Сосонко. Киев, 1987. 216 с.

Киевское Приднепровье / Под ред. А. М. Маринича, М. М. Паламарчука. Киев, 1988. 176 с.

Клеопов Ю. Д. Залишки степової рослинності на Київській височині // Журн. біо-ботанічного циклу ВУАН. 1933. № 5—6. С. 153—156.

Клеопов Ю. Д. Про геоморфогенетичні мотиви розвитку рослинного вкриття УРСР // Журн. інституту ботаніки УАН. 1935. Т. 5 (13). С. 33—44.

Клімат України / Під ред. В. М. Ліпінський, В. А. Дячук, В. М. Бабіченко. Київ, 2003. 343 с.

Коротченко І. А., Фіцайло Т. В. Степова рослинність Київського плато // Києво-Могилянська академія. Наукові записки. Біологія та екологія. 2003. Т. 21. С. 20—35.

Кришталь О. П. Канівський біогеографічний заповідник // Збірник праць Канівського біогеографічного заповідника. 1947. Т. 1. Вип. 1. С. 3—62.

Куземко А. А. Охорона флори і рослинності долини р. Рось // Укр. Бот. журн. 2002. Т. 59. № 5. С. 569—577.

Кучерява Л. Ф., Шевчик В. Л., Бакаліна М. В., Тищенко О. В. Червонокнижні види рослин у заказнику «Тулинецькі Переліски» (Київська обл.) // Роль природно-заповідних територій у підтриманні біорізноманіття: Матер. конф. Канів, 2003. С. 116.

Лавренко Е. М. Европейско-Сибирская лесостепная область / Геоботаническое районирование СССР. М.; Л., 1947. 293 с.

Лаптев О. О., Вольвач Ф. В., Падун І. М., Любченко В. М. Еколого-ценотична характеристика рослинного покриву еродованого ландшафту Канівських дислокацій // Укр. Бот. журн. 1992. Т. 49. № 6. С. 95—98.

Любченко В. М., Палиенко Э. Т., Яценко Н. П., Винственский М. А. Организация сети памятников природы в сфере влияния заповедника // Природные заповедники и основные принципы их работы. Минск, 1977. С. 119—122.

Любченко В. М., Погребенник В. П., Яценко Н. П. Охрана генофонда флоры и растительности в зоне Каневского заповедника // Охрана, изучение и обогащение растительного мира. 1980. Вып. 7. С. 9—18.

Любченко В. М., Латышенко М. Д., Бортняк М. М. Лугово-степная растительность коренного берега р. Днепр в пределах Каневского заповедника // Проблемы общей и молекулярной биологии. 1985. Вып. 4. С. 94—98.

Любченко В. М., Бакалина Л. В., Войтюк Ю. О., Шевчик В. Л. Стан охорони видів рослин, занесених до Червоних книг, у Канівському державному заповіднику // Укр. Бот. журн. 1991. Т. 48. № 1. С. 79—84.

Мариныч А. М., Пащенко В. М., Шищенко П. Г. Природа Украинской ССР. Ландшафты и физико-географическое районирование. Киев, 1985. 222 с.

Мельник В. І. Лучні степи Лісостепу України. Ботаніко — географічній нарис // Вісті біосферного заповідника Асканія Нова. 2001. Т. 3. С. 7—14.

Мельник В. І., Гриценко В. В. Моделирование лугово-степных фитоценозов как метод охраны редких видов ex situ // Роль ботанічних садів та дендропарків в науково-просвітницькій діяльності та інтродукції рослин. Матеріали Міжнародної наукової конференції. Запоріжжя, 2003. С. 61—66.

Мельник В. І., Гриценко В. В. Рослинний покрив урочища «Тулинецькі Переліски» — еталон лучних степів Київського плато // Збірник наукових праць Полтавського державного педагогічного університету ім. В. Г. Короленка. Серія «Екологія. Біологічні науки». Полтава, 2005. № 4. Т. 43. С. 22—28.

Мельник В. І., Гриценко В. В., Шевченко Д. Ю. Bulbocodium versicolor (*Melanthiaceae*) в Украине // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 10. С. 88—97.

Мельник В. І., Парубок М. І. Горицвіт весняний (*Adonis vernalis* L.) в Україні. Київ, 2004. 163 с.

Монтрезор В. В. Обозрение растений, входящих в состав флоры губерний Киевского учебного округа: Киевской, Подольской, Волынской, Черниговской и Полтавской // Зап. Киевского общества естествоиспытателей. 1886. Т. 8. Вып. 1. С. 1—144; 1887. Т. 8. Вып. 2. С. 185—288; 1888. Т. 9. Вып. 2. С. 119—198; 1889 (1890). Т. 10. Вып. 3. С. 457—546; 1891. Т. 11. Вып. 4. С. 1—90.

Мосякін С. Л. Рослини України у Світовому Червоному списку // Укр. Бот. журн. 1999. Т. 56. № 1. С. 79—88.

Нечитайло В. А., Погребенник В. П., Кучерява Л. Ф. О новом местонахождении *Lilium martagon* L. в Среднем Приднепровье // Охрана, изучение и обогащение растительного мира. 1986. Вып. 13. С. 16—19.

Нечитайло В. А., Погребенник В. П., Гриценко В. В. Судинні рослини Канівського заповідника і околиць. Навчальний посібник. Київ, 2002. 226 с.

Осычнюк В. В. Степи и сельскохозяйственные земли на их месте // География растительного покрова Украины. Киев, 1982. С. 158—214.

Падун І. М., Вольвач Ф. Б. Біоценотична структура різнотравно-злакового степу як ланки сукцесійного ряду на прикладі урочища Велике Скіфське городище Канівського заповідника // Підсумки 70-річної діяльності Канівського заповідника та перспективи розвитку заповідної справи в Україні. Матер. конф. Канів, 1993. С. 55—56.

Погребенник В. П., Кучерява Л. Ф., Нечитайло В. А., Хоменко Ж. И. Редкие и исчезающие растения в урочище «Шадровский лес» // Охрана, изучение и обогащение растительного мира. 1987. Вып. 14. С. 13—18.

Погребенник В. П., Нечитайло В. А., Кучерява Л. Ф., Исай В. М. Astragalus dasyanthus Pall. в урочище Смаглева гора (Киевская обл.) // Проблемы общей и молекулярной биологии. Киев, 1989. Вып. 8. С. 8—12.

Порывкина О. В. Лесостепная область Киевского плато // Физико-географическое районирование Украинской ССР. Киев, 1968. С. 232—241.

Природа Київської області. Київ, 1972. 235 с.

Продромус растительности Украины / Под ред. К. А. Малиновского. Киев, 1991. 272 с.

Рогович А. С. Обозрение семенных и высших споровых растений, входящих в состав флоры губерний Киевского учебного округа: Волынской, Подольской, Киевской, Черниговской и Полтавской // Университетские известия. Киев, 1868. С. 1—13; 1869. 308 с.

Семенкевич Ю. М. Деякі доповнення до флори околиць м. Києва // Вісник Київського бот. саду. 1925. Вип. 3. С. 35—46; 1926. Вип. 4. С. 45—57.

Фіцайло Т. В. Структурно-порівняльна оцінка диференціації ценофлор Київського плато: Дис. ... канд. биол. наук: специальность 03.00.05. Київ, 2000. 432 с.

Червона книга України. Рослинний світ. Київ, 1996. 608 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 991 с.

Чопик В. И., Погребенник В. П., Нечитайло В. А. и др. К охране генофонда степных видов флоры Среднего Приднепровья Украинской ССР // Проблемы охраны генофонда и управления экосистемами в заповедниках степной и пустынных зон. М., 1984. С. 62—65.

Чопик В. І., Бортняк М. М., Войтюк Ю. О. и др. Конспект флори Середнього Придніпров'я. Судинні рослини. Київ, 1998. 140 с.

Шеляг-Сосонко Ю. Р., Дідух Я. П., Кузьмичов А. І., Падун І. М. Рослинність урочища Лиса гора (ок. м. Києва) // Укр. Бот. журн. 1984. Т. 41. № 1. С. 86—90.

Шмальгаузен И. Ф. Флора Юго-Западной России, т. е. губерний Киевской, Волынской, Подольской, Полтавской, Черниговской и смежных местностей. Киев, 1886. 783 с.

Яценко М. П. Перспективні природоохоронні території Канівського Придніпров'я // Підсумки 70-річної діяльності Канівського заповідника та перспективи розвитку заповідної справи в Україні. Матер. конф. Канів, 1993. 187 с.

European Red List of Globally Threatened Animals and Plants. New York, 1991. 154 p.

SUMMARY

The data on distribution of the meadow steppe communities on the Kiev Plateau are given. 70 sites of the meadow steppe vegetation are numbered in the region. The sites interesting phytocoenotically and phytosozologically are described. Rare plant species are recorded. The recommendations are made on establishing botanical reservations.

УДК [504.5 : 549.903.12] : [581.11 : 582.475.2/.4]

Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 5

© Т. А. Сазонова,[1] С. В. Колосова,[1] Л. Г. Исаева[2]

ВОДНЫЙ РЕЖИМ *PINUS SYLVESTRIS* И *PICEA OBOVATA* (*PINACEAE*) В УСЛОВИЯХ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

T. A. SAZONOVA, S. V. KOLOSOVA, L. G. ISAEVA.
WATER REGIME OF *PINUS SYLVESTRIS* AND *PICEA OBOVATA* (*PINACEAE*)
UNDER INDUSTRIAL POLLUTION

[1] Институт леса КарНЦ РАН
185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
Факс (8142) 76-81-60
E-mail: tatjana.sazonova@krc.karelia.ru
[2] Институт проблем промышленной экологии Севера
184200 Мурманская обл., Апатиты, ул. Ферсмана, 14

Поступила 30.01.2006
Окончательный вариант получен 06.12.2006

Исследование водного режима сосны обыкновенной и ели сибирской разного жизненного состояния, определяемого по визуальным признакам и по физиологическому показателю — величине водного дефицита в условиях промышленного загрязнения, — показало нелинейное возрастание водного дефицита в растении с ухудшением его жизненного состояния. Соответствие между категорией состояния, определяемой визуально и по величине водного дефицита, было более явно выражено у деревьев ели по сравнению с сосной. Поэтому при одинаковой дозе загрязнения деревья ели могут иметь более короткий период от начальной реакции на действие поллютантов до их гибели, в то время как деревья сосны проходят эти стадии медленнее.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*, *Picea obovata*, водный потенциал, категория жизненного состояния, загрязнение серой и тяжелыми металлами.

Водный обмен древесного растения — динамичный процесс, зависящий, с одной стороны, от внутренних параметров дерева, прежде всего сопротивления движению воды и ее запасов в разных частях водопроводящей системы, с другой — от факторов внешней среды (Крамер, Козловский, 1983, и др.). Формирование водного дефицита в растительном организме происходит как в течение суток, так и вегетационного периода (Hinckley et al., 1978; Кайбияйнен, Сазонова, 1983 и др.). Его величина определяется соотношением между водой, поглощаемой растением, испаряемой в результате транспирации и ее внутренними запасами. Водный дефицит чаще всего оценивают по величине водного потенциала листа (хвои) или охвоенного побега (Hinckley et al., 1978).

Важную роль в динамике водного обмена древесного растения играет структура его водопроводящей системы. В ряде исследований показано, что она является строго сбалансированной от тонких корней до хвои и для нее характерен линейный характер связей между геометрическими размерами всех ее звеньев (Хари и др., 1985; Кайбияйнен и др., 1986 и др.), причем число годичных слоев заболони коррелирует с количеством живых мутовок на стволе дерева (Zimmermann, Brown, 1971; Кайбияйнен, Хари, 1985 и др.).

Известно, что воздействие промышленных поллютантов приводит к существенным изменениям в структуре древесных растений. Прежде всего отмечается снижение густоты кроны за счет преждевременного опадения или недоразвития листьев (хвои), изреживания скелетной части кроны и т. д. (Алексеев, 1989; Ярмишко, 1997, и др.). Эти признаки лежат в основе шкалы категорий жизненного состояния деревьев, разработанной ранее энтомологами (Санитарные..., 1970), критерии которой были в дальнейшем уточнены, а также усовершенствована система балльных оценок (Алексеев, 1989 и др.).

В последнее время все большее число работ посвящено изучению физиолого-биохимических показателей древесных растений, подверженных влиянию промышленных поллютантов (Кайбияйнен и др., 1994, 1995; Михайлова, 1997; Теребова, 2002; Галибина, 2003, и др.). Однако до сих пор остаются слабо изученными механизмы, объясняющие наличие разной устойчивости к действию поллютантов как у деревьев разных видов, так и внутри одной популяции.

Цель данной работы — изучить водный режим деревьев сосны и ели разного жизненного состояния в условиях влияния на них промышленного загрязнения.

Материал и методика

Исследование проводили в сосняке кустарничково-лишайниковом и ельнике кустарничково-зеленомошном в северной тайге в районе действия Мончегорского комбината «Североникель» (Мурманская обл.). Основными компонентами его выбросов являются SO_2 и тяжелые металлы (Крючков, Макарова, 1989; Лукина, Никонов, 1998).

Пробные площади, заложенные и описанные ранее сотрудниками Института промышленных проблем Севера (Апатиты) (Лукина, Никонов, 1996) и Ботанического института РАН (Норин, Ярмишко, 1990; Ярмишко, 1997), располагались на расстоянии 30 км от источника загрязнения в зоне начальной деградации экосистем. Годовое выпадение сульфатной серы в этой зоне составляет 1000—2000 $кг \cdot км^{-2}$, сумма металлов — 50—500 $кг \cdot км^{-2}$, концентрация SO_2 в воздухе — 0.04 $мг \cdot м^{-3}$ (Васильева и др., 2000).

Объектами исследования служили деревья сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) 60—80 лет и ели сибирской (*Picea obovata* Lebed) 100—120 лет различных категорий состояния (I—IV): соответственно здоровые (I), ослабленные (II), сильно ослабленные (III) и усыхающие (IV), различающиеся по форме кроны, продолжительности жизни и степени поврежденности хвои (Алексеев, 1990; Ярмишко, 1997). Дифференциацию деревьев по жизненному состоянию, связанную с влиянием промышленных поллютантов, наблюдали начиная с конца 1970-х годов (Влияние..., 1990).

Каждую категорию характеризовали 7—10 деревьями. Исследования проводили в июле 1992 и 1993 гг. в разное время суток и разном сочетании гидрометеорологических переменных. Водные потенциалы охвоенных побегов (Ψ) измеряли с помощью камеры давления (Scholander et al., 1964; Сазонова, 1979), температуру и относительную влажность воздуха — стандартными метеоприборами. Всего было сделано 237 и 244 в 1992 г., 360 и 618 в 1993 г. определений Ψ побегов деревьев сосны и ели соответственно.

Для изучения зависимости Ψ побегов от возраста хвои у деревьев разных категорий состояния использовали метод заключения ветвей или ответвлений второго порядка в полиэтиленовые мешки. Этим методом исследовали ранее градиенты Ψ вдоль ствола и ветвей у ели и сосны в фоновых условиях (Hellkvist et al., 1974; Кайбияйнен, Сазонова, 1993). Его суть заключается в том, что ветви, изолированные от внешней атмосферы полиэтиленовым мешком, теряют возможность транспирации и играют роль тензиометров, т. е. Ψ побегов внутри мешка уравновешиваются с Ψ ксилемы в месте крепления ветви. Для нашего эксперимента мы отбирали по 3 дерева I, III и IV категорий состояния. На каждом из них отбирали по нескольку веток, с побегов которых ощипывали хвою, оставляя на нем только хвою одного возраста (1, 2, 3 и т. д. лет). Побег с хвоей соответствующего года помещали в полиэтиленовый пакет и в таком виде оставляли на сутки, затем побег отрезали и определяли Ψ.

Результаты экспериментов обработаны статистически и представлены в виде средней арифметической величины и стандартной ошибки. Обработка экспериментальных данных проводилась методами дисперсионного, регрессионного и кластерного анализов с использованием пакетов программ Statistica for Windows 5.0 и Statgraphics for Windows 2.1 на ПЭВМ.

Результаты и обсуждение

Исследование суточного хода Ψ побегов деревьев ели и сосны показало, что воздействие промышленных поллютантов не влияет на структуру его ритмологической организации. Суточные ритмы Ψ были аналогичны регистрируемым в фоновых условиях для деревьев обоих видов (Кайбияйнен, Сазонова, 1983; Sazonova et al., 2002; Сазонова и др., 2005). Так, например, данные за 10.07.1993 для деревьев ели показывают, что в течение ночи происходит восполнение водного запаса (увеличение Ψ), минимальный за сутки водный дефицит (Ψ_{max}) наблюдается к предрассветному часу (рис. 1). Утром с увеличением температуры и уменьшением относительной влажности воздуха расход влаги увеличивается (Ψ уменьшается), достигая максимального водного дефицита (Ψ_{min}) в дневное время. В вечерние часы водный дефицит вновь уменьшается (Ψ увеличивается). Такой характер суточной динамики Ψ отмечен для деревьев разного жизненного состояния.

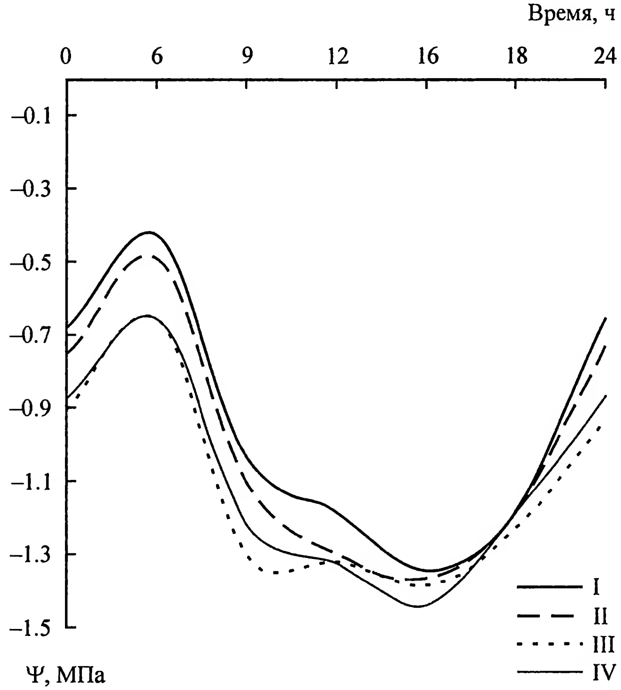


Рис. 1. Суточные изменения водных потенциалов (Ψ, МПа) охвоенных побегов ели различных категорий жизненного состояния (I—IV).

Измерения проведены 10.07.1993.

В период наблюдений температура и относительная влажность воздуха изменялись в пределах 7—28 °С и 40—95 % соответственно. Предрассветные величины (Ψ_{max}) побегов сосны и ели варьировали при этом от −0.25 до −0.7 МПа. Колебания дневных величин (Ψ_{min}) в пасмурную и холодную погоду составляли у обоих видов −0.65—−0.95 МПа, в солнечную — у деревьев сосны и ели соответственно −1.1—−2.1 и −1.0—−1.4 МПа.

Аналогичные величины Ψ и закономерности их изменения отмечали при изучении водного режима деревьев сосны и ели в фоновых условиях южной и средней тайги (Кайбияйнен, Сазонова, 1983; Sazonova et al., 2002; Сазонова, Колосова, 2005; Сазонова и др., 2005). Анализ данных не выявил зональной зависимости в колебаниях Ψ.

Это объясняется, прежде всего, наличием механизма устьичной регуляции водного обмена растений. По нашим данным, устьичное ограничение транспирации наблюдается при Ψ, равном приблизительно −1.00 ± 0.05 МПа у деревьев сосны и −1.30 ± 0.18 МПа у ели (Сазонова и др., 1998; Сазонова и др., 2005). Уменьшение проводимости устьиц в определенных условиях восстанавливает баланс между потреблением и расходом влаги. Сохранение пределов вариабельности величин Ψ в условиях промышленного загрязнения свидетельствует о сохранении в определенной мере устьичной регуляции.

Исследования в фоновых условиях показали, что при длительной почвенной засухе может происходить значительное обезвоживание ксилемы древесного растения и для поддержания нормального водного обмена механизма устьичной регуляции недостаточно (Кайбияйнен, Сазонова, 1983; Кайбияйнен, 2003). При длительных засухах часто наблюдается опад старой хвои и нижних мутовок, т. е. ограничение расхода влаги в этом случае достигается уменьшением испаряющей поверхности. Поскольку существует тесная связь между массой хвои и площадью проводящей ксилемы (Кайбияйнен и др., 1986), уменьшение массы хвои со временем вызывает и соответствующее уменьшение площади поперечного сечения заболони. При восстановлении сбалансированности структуры водного транспорта восстанавливается и нормальный водный режим. Т. е. в этом случае в определенной мере действует механизм структурной адаптации (Кайбияйнен, 2003).

Одним из основных признаков, по которым деревья относят к различным категориям жизненного состояния, является степень их охвоенности. С ухудшением состояния дерева сокращается время жизни хвои. Так, если у здоровых деревьев I категории состояния была хвоя 6—9, у ослабленных II категории ее на 1.5—2 года меньше, то у усыхающих IV категории оставалась только хвоя 1—2-го года. Как и в фоновых условиях, опадению хвои предшествовало ее «высыхание». Анализ наших данных показывает, что наблюдается тенденция уменьшения Ψ с возрастом хвои и категорией состояния (табл. 1). Так, Ψ хвои 1-го года деревьев сосны I категории состояния (−0.58 МПа) был выше, чем III и IV категорий (−0.61 и −0.63 МПа).

ТАБЛИЦА 1

Водные потенциалы побегов сосны с хвоей разного возраста, МПа

Возраст хвои, лет	Категория состояния		
	I	III	IV
1	−0.58 ± 0.19	−0.61 ± 0.29	−0.63 ± 0.21
2	−0.59 ± 0.16	−0.73 ± 0.19	−0.75 ± 0.15
3	−0.62 ± 0.16	−0.72 ± 0.18	—
4	−0.61 ± 0.29	—	—

Аналогичную закономерность можно отметить и для хвои 2-го и 3-го годов. Различия в связи с возрастом хвои увеличиваются с ухудшением жизненного состояния дерева. Так, у деревьев I и IV категорий состояния Ψ молодой хвои выше, чем старой соответственно на ~9 и ~16 %.

Изменение массы хвои сопровождается и изменением площади проводящей ксилемы дерева. Известно, что в фоновых условиях воду проводит столько годичных колец, сколько у дерева живых мутовок (Кайбияйнен, Хари, 1985). При исследовании в условиях промышленного загрязнения обнаружено, что у деревьев сосны I категории состояния было 17 живых мутовок и 17 годичных колец ксилемы проводили воду по всей окружности. У дерева, отнесенного приблизительно к II—III категории, имеющего 17 живых мутовок, 13 колец проводили воду полностью и 4 частично, у дерева IV категории было 12 живых мутовок, но при этом только 5 полных колец участвовало в транспорте воды и 4 лишь частично (Кайбияйнен и др., 1995).

Таким образом, под влиянием промышленных поллютантов происходят значительные изменения в структуре древесного растения. В определенной мере можно считать, что они носят адаптационный характер, поскольку направлены на сохранение пределов вариабельности Ψ, что обеспечивает относительно «нормальную» динамику водного обмена дерева.

Наряду с этим воздействие поллютантов на растительный организм носит и разрушающий характер. Косвенным свидетельством этого является тот факт, что в отличие от фоновых условий сброс хвои, отмирание ветвей и корней могут происходить не только в естественные фенологические сроки (Лукина, Никонов, 1966; Ярмишко, 1997). Осаждаясь на растении, загрязняющие вещества разрушают фотосинтетический аппарат хвои. Снимки, полученные с помощью электронного сканирующего микроскопа, показали, что у однолетней хвои деревьев сосны I категории состояния передние дворики устьиц не загрязнены и на поверхности хорошо видны удлиненные клетки эпидермы. У деревьев IV категории устьица почти полностью закупорены и не видна клеточная структура покровной ткани (Кайбияйнен и др., 1994). Загрязнение почвы приводит к уменьшению радиального и линейного роста корней и массовому их отмиранию (Влияние..., 1990).

Следовательно, в условиях промышленного загрязнения все звенья водопроводящей системы дерева оказываются под прямым или косвенным воздействием поллютантов. При этом эффект их влияния усиливается с ухудшением жизненного состояния дерева. В результате этого значительно увеличивается сопротивление движению воды в разных частях его водопроводящей системы. А это в свою очередь может привести к формированию большего водного дефицита с ухудшением жизненного состояния дерева. При этом нарушения сбалансированности системы водного транспорта могут быть причиной того, что эти различия будут более ярко выражены в моменты быстрых изменений в водном режиме дерева.

Действительно, если характер суточной изменчивости Ψ и диапазон варьирования Ψ_{max} и Ψ_{min} в период наблюдений были сходными у деревьев разного жизненного состояния, то колебания Ψ в пределах этого диапазона определенным образом были связаны с состоянием дерева. Эта связь носила сложный характер и зависела от вида древесного растения, состояния его водного режима в момент измерений и значений гидрометеопеременных.

В табл. 2 приведены некоторые типичные примеры определений Ψ охвоенных побегов деревьев сосны и ели в разное время суток и при разных погодных условиях. Как и следовало ожидать, достоверные различия в величинах Ψ, связанные с жизненным состоянием дерева, наблюдали в моменты их резких изменений.

ТАБЛИЦА 2

Водные потенциалы побегов (МПа) деревьев сосны обыкновенной и ели сибирской разной категории жизненного состояния в разное время суток и при разных погодных условиях

Вид	Дата	Время, ч	T, °C	H, %	Категория жизненного состояния				Дисперсионный анализ		Регрессионный анализ	
					I	II	III	IV	$F_l^*(F_{st})$	p	R^2, %	p
Ель	10.07.1993	0	7	73	−0.68 ± 0.03	−0.76 ± 0.07	−0.91 ± 0.10	−0.87 ± 0.10	$F_l^*(3.27) = 11.24$	0.0001*	50.3	0.0001
		6	7	85	−0.43 ± 0.06	−0.49 ± 0.04	−0.66 ± 0.13	−0.66 ± 0.16	$F_l^*(3.22) = 6.63$	0.0023*	42.2	0.0018
		9	15	80	−1.03 ± 0.05	−1.10 ± 0.06	−1.30 ± 0.10	−1.21 ± 0.12	$F_l^*(3.25) = 15.04$	0.0000*	54.7	0.0000
		12	19	50	−1.18 ± 0.13	−1.29 ± 0.07	−1.31 ± 0.15	−1.32 ± 0.08	$F_l^*(3.28) = 2.46$	0.0831	—	—
		16	25	40	−1.34 ± 0.18	−1.36 ± 0.16	−1.38 ± 0.17	−1.43 ± 0.10	$F_l^*(3.24) = 0.42$	0.7432	—	—
		18	20	50	−1.18 ± 0.13	−1.18 ± 0.10	−1.23 ± 0.07	−1.19 ± 0.07	$F_l^*(3.22) = 0.42$	0.7432	—	—
		24	10	75	−0.65 ± 0.07	−0.73 ± 0.09	−0.93 ± 0.18	−0.87 ± 0.09	$F_l^*(3.36) = 13.77$	0.0000*	49.2	0.0000
Сосна	4.07.1993	8	14	70	−0.87 ± 0.08	−1.02 ± 0.05	−1.01 ± 0.03	−1.08 ± 0.10	$F_l^*(3.28) = 13.38$	0.0000*	52.9	0.0000
		13	25	45	−1.01 ± 0.06	−1.04 ± 0.08	−1.01 ± 0.06	−1.00 ± 0.06	$F_l^*(3.13) = 0.25$	0.8605		
Ель	23.07.1992	16	27	45	−1.33 ± 0.10	−1.29 ± 0.11	−1.59 ± 0.17	−1.55 ± 0.21	$F_l^*(3.35) = 10.01$	0.0001*	62.1	0.0000
Сосна					−1.16 ± 0.10	−1.26 ± 0.06	−1.31 ± 0.09	−1.30 ± 0.09	$F_l^*(3.47) = 7.95$	0.0002*	33.7	0.0001
Ель	9.07.1993	13	8	70	−0.79 ± 0.09	−0.86 ± 0.14	−0.94 ± 0.08	−0.91 ± 0.08	$F_l^*(3.24) = 3.08$	0.0466	—	—
Сосна					−0.74 ± 0.03	−0.71 ± 0.05	−0.70 ± 0.07	−0.70 ± 0.03	$F_l^*(3.49) = 0.48$	0.7047	—	—

Примечание. * — различия достоверны. T — температура воздуха, H — относительная влажность воздуха, F_l^* — критерий Фишера эмпирический, F_{st} — критерий Фишера табличный, R^2 — коэффициент детерминации, p — уровень значимости.

В суточной динамике это прежде всего утренние и вечерние часы, когда восход или заход солнца вызывает быстрые изменения интенсивности ФАР, температуры и относительной влажности воздуха. За этими изменениями, как известно, следует значительное увеличение или уменьшение транспирационного расхода влаги (Кайбияйнен, Сазонова, 1983). Сопоставление величин Ψ для выборок деревьев сосны и ели разного жизненного состояния с использованием критерия Фишера выявило их значимые различия соответственно 10.07.1993 в 0, 6, 9, 24 ч и 4.07.1993 в 8 ч. Измерения Ψ деревьев ели в 12, 16 и 18 ч и сосны в 13 ч различий в связи с категорией состояния не обнаружили.

Причиной быстрых изменений в величине водного дефицита были также резкие изменения погодных условий в дневное время. Так, сухая жаркая погода в течение нескольких июльских дней сформировала значительный водный дефицит в деревьях сосны и ели, непродолжительный обильный дождь и затем вновь солнечная погода, наблюдаемые в дневное время 23.07.1992, привели к значительным колебаниям водного дефицита. Выполненные сразу после этого измерения Ψ и их дальнейшее сравнение с использованием критерия Фишера выявили значимые различия в связи с жизненным состоянием деревьев.

В холодные влажные дни, характеризующиеся небольшим водным дефицитом и его слабыми колебаниями, величина Ψ не зависела от категории состояния дерева. Примером такой ситуации являются данные, полученные 9.07.1993, критерий Фишера указывает на отсутствие значимых различий между выборками.

Зависимость водного дефицита от жизненного состояния дерева, характеризуемого величиной Ψ, носила нелинейный характер. Как правило, водный дефицит у деревьев сосны и ели нарастал (Ψ уменьшался) от I к III и несколько уменьшался (Ψ увеличивался) или не изменялся до IV категории состояния. Возможно, это связано с закупоркой устьиц (Кайбияйнен и др., 1994) и, вероятно, вследствие этого частичной потерей их регулирующей функции у деревьев IV категории состояния.

Связь Ψ с жизненным состоянием дерева была более тесной у ели по сравнению с сосной, о чем свидетельствовали более высокие коэффициенты детерминации (R^2) (табл. 2).

Таким образом, между величиной водного дефицита и жизненным состоянием дерева существует определенная и, как правило, нелинейная связь. Однако она не всегда проявляется в виде достоверных различий и является более слабой у деревьев сосны по сравнению с елью. Поэтому для более глубокого анализа этих взаимосвязей и подтверждения допустимости использования этого физиологического показателя для оценки жизненного состояния растения мы применили кластерный анализ. В основу кластеризации в качестве признаков были положены данные по Ψ деревьев сосны и ели I—IV категорий состояния, полученные в разное время суток при разных погодных условиях.

В результате все исследуемые деревья сосны и ели были распределены по 3 кластерам (рис. 2). Видно, что в каждом кластере оказались представленными деревья разных категорий и их распределение различалось у сосны и ели. Так, если у ели первый кластер составили только деревья I (54 %) и II (46 %) категорий состояния, то у сосны — деревья всех категорий (I — 39, II — 22, III — 22 и IV — 17 %). Во второй кластер у ели вошли в основном деревья III (50 %), IV (38 %) и немного II (12 %) категорий, а у сосны в этот кластер, как и в первый — деревья всех категорий (I — 12, II — 13, III — 37, IV — 38 %). И наконец, третий кластер был представлен двумя категориями деревьев ели — III (43) и IV (57 %) и тремя сосны — I (16), II (67) и IV (17 %).

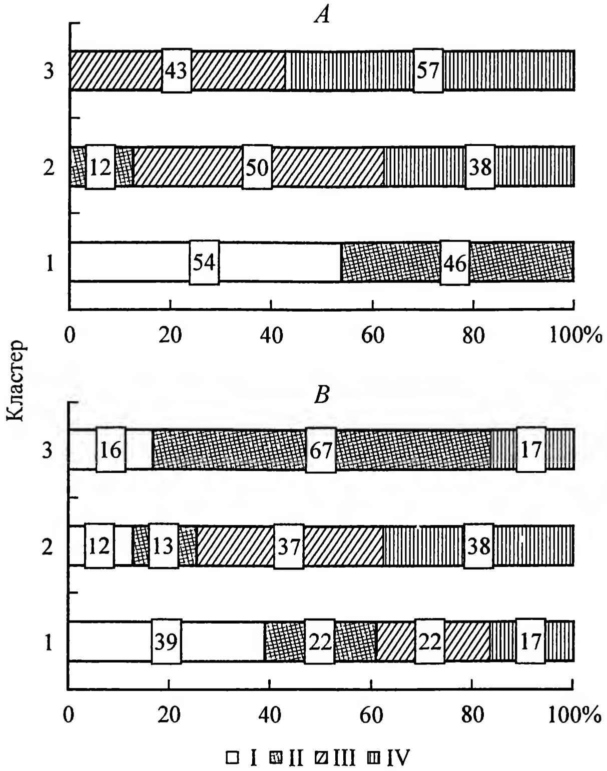


Рис. 2. Распределение деревьев ели (*А*) и сосны (*В*) разных категорий жизненного состояния (I—IV) по кластерам.

Из этих результатов следует, что для деревьев ели характерно более четкое соответствие между категорией жизненного состояния, определяемой визуально и по величине водного дефицита. Так, в первый кластер, которому соответствует более «благоприятный» водный режим, вошли деревья ели визуально более «благополучные» (I, II категорий). Второй кластер, как переходный, вобрал все, кроме I категории. Третий кластер, характеризующий менее «благоприятный» водный режим, составили визуально более поврежденные деревья (III, IV категорий). Напротив, для деревьев сосны характерно почти полное несоответствие между категориями состояния, определенными визуально и по физиологическому показателю. Так, первый («благоприятный») и второй («переходный») кластеры представлены деревьями сосны всех категорий, а третий (наименее «благоприятный») — напротив, визуально близкими к норме деревьями I (16) и II (67 %) категорий и только 17 % — действительно поврежденными (IV).

Эти видовые различия следуют не только из анализа соотношения деревьев по категориям в кластере, но из анализа распределения каждой категории состояния по кластерам (рис. 3). Так, деревья ели I категории состояния полностью (100 %) вошли в первый кластер, а деревья сосны — в первый (70), второй (20) и третий (10 %) кластеры. Бóльшая часть деревьев ели II категории представлена в первом (86) и немного — во втором (14 %) кластерах. Деревья сосны II категории вновь распределились по трем кластерам — 40, 20 и 40 % соответственно.

Следовательно, характерными особенностями деревьев сосны является их слабое соответствие между категориями состояния, определяемыми визуально и по

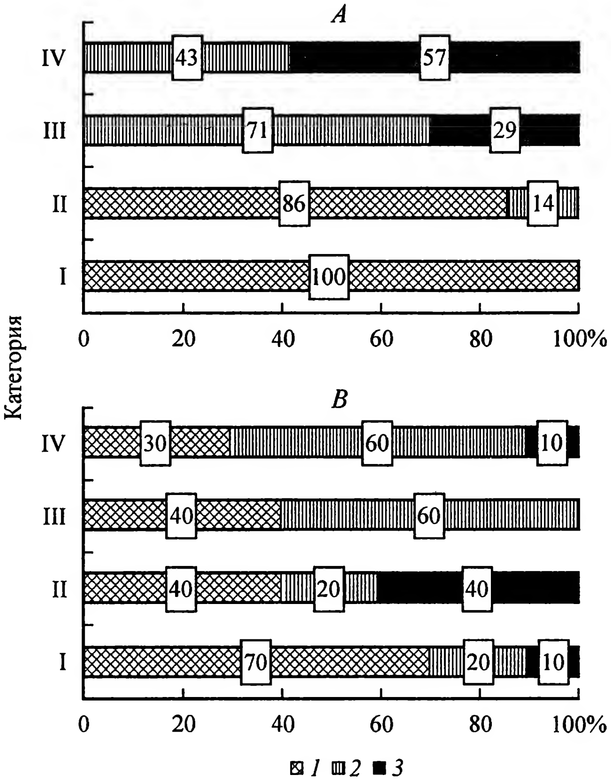


Рис. 3. Распределение деревьев ели (*A*) и сосны (*B*) разных кластеров (*1*—*3*) по категориям жизненного состояния (I—IV).

физиологическому показателю, тогда как у ели оно, напротив, более сильно выражено. Этим объясняется больший процент обнаруженных достоверных различий в величинах Ψ в связи с категорией состояния и более высокие коэффициенты детерминации в регрессионных уравнениях у деревьев ели по сравнению с сосной.

Таким образом, исследование водного режима двух видов хвойных растений — сосны обыкновенной и ели сибирской — разного жизненного состояния в условиях промышленного загрязнения показало, что соответствие между категорией состояния, определяемой по визуальным признакам (форма кроны, продолжительность жизни и степень поврежденности хвои) и по физиологическому показателю — величине водного дефицита — было более явно выражено у деревьев ели по сравнению с сосной. Поэтому при одинаковой дозе загрязнения деревья ели могут иметь более короткий период от начальной реакции на действие поллютантов до их гибели, в то время как деревья сосны проходят эти стадии медленнее. Водный дефицит, оцениваемый по величине водного потенциала охвоенных побегов (Ψ), который определяли в разное время суток и разном сочетании гидрометеорологических переменных, нелинейно возрастал с ухудшением жизненного состояния деревьев сосны и ели, что, вероятно, связано с нарушениями в их водопроводящей системе, вызванными воздействием загрязнителей. В то же время длительное воздействие промышленных поллютантов не изменяло вида суточного хода Ψ, а диапазон их варьирования не выходил за пределы колебаний Ψ, регистрируемых в фоновых условиях, что свидетельствует о сохранении в определенной мере устьичной регуляции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев В. А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51—57.

Алексеев В. А. Некоторые вопросы диагностики и классификации поврежденных загрязнением лесных экосистем // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л., 1990. С. 38—54.

Васильева Н. П., Гитарский М. Л., Карабань Р. Т., Назаров И. М. Мониторинг повреждаемых загрязняющими веществами лесных экосистем России // Лесоведение. 2000. № 1. С. 23—31.

Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова / Под ред. Б. Н. Норина, В. Т. Ярмишко Л., 1990. 195 с.

Галибина Н. А. Клеточная стенка хвои деревьев сосны обыкновенной и ели сибирской в условиях аэротехногенного загрязнения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2003. 19 с.

Кайбияйнен Л. К. Эколого-физиологические исследования сосны и сосновых древостоев // Тр. КарНЦ РАН. Петрозаводск, 2003. Вып. 5. С. 65—73.

Кайбияйнен Л. К., Болондинский В. К., Сазонова Т. А., Софронова Г. И. Водный режим и фотосинтез сосны в условиях промышленного загрязнения среды // Физиол. раст. 1995. Т. 42. № 3. С. 451—456.

Кайбияйнен Л. К., Сазонова Т. А. Динамика водного обмена сосны // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях. Иркутск, 1983. С. 110—124.

Кайбияйнен Л. К., Сазонова Т. А. Запасы воды в древесине сосны обыкновенной // Лесоведение. 1993. № 6. С. 58—64.

Кайбияйнен Л. К., Хари П. Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной. I. Пути движения влаги в ксилеме // Лесоведение. 1985. № 5. С. 23—28.

Кайбияйнен Л. К., Хари П., Сазонова Т. А., Мякеля А. Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной. III. Площадь проводящей ксилемы и масса хвои // Лесоведение. 1986. № 1. С. 31—37.

Кайбияйнен Л. К., Хари П., Софронова Г. И., Болондинский В. К. Влияние длительности воздействия токсичных поллютантов на состояние устьиц и фотосинтез хвои *Pinus sylvestris* L. // Физиол. раст. 1994. Т. 42. № 5. С. 751—757.

Крамер П. Д., Козловский Т. Т. Физиология древесных растений. М., 1983. 464 с.

Крючков В. В., Макарова Т. Д. Аэротехногенное воздействие на экосистемы Кольского Севера. Апатиты, 1989. 96 с.

Лукина Н. В., Никонов В. В. Биогеохимические циклы в лесах Севера в условиях аэротехногенного загрязнения Ч. 2. Апатиты, 1996. 192 с.

Лукина Н. В., Никонов В. В. Питательный режим лесов северной тайги: природные и техногенные аспекты. Апатиты, 1998. 316 с.

Михайлова Т. А. Эколого-физиологическое состояние лесов, загрязняемых промышленными эмиссиями: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Иркутск, 1997. 30 с.

Сазонова Т. А. Применение камеры давления в экологических исследованиях // Биофизические методы исследования в экофизиологии древесных растений. Л., 1979. С. 86—97.

Сазонова Т. А., Колосова С. В., Варлагин А. В. Диагностика состояния водного обмена ели европейской // Экология таежных лесов. Сыктывкар, 1998. С. 96—97.

Сазонова Т. А., Кайбияйнен Л. К., Колосова С. В. Диагностика водного режима *Pinus sylvestris* (*Pinacea*) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 7. С. 1012—1022.

Сазонова Т. А., Колосова С. В. Влияние факторов внешней среды на показатели водного обмена *Pinus sylvestris*, *Picea abies* (*Pinaceae*) и *Betula pendula* (*Betulaceae*) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 8. С. 1227—1235.

Санитарные правила в лесах СССР. М., 1970. 16 с.

Теребова Е. Н. Азотные и фосфорные соединения хвойных растений при аэротехногенном загрязнении в условиях Северо-Запада России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2002. 23 с.

Хари П., Кайбияйнен Л. К., Сазонова Т. А., Мякеля А. Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной. II. Активная ксилема // Лесоведение. 1985. № 5. С. 74—77.

Ярмишко В. Т. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на европейском Севере. СПб., 1997. 210 с.

Hellkvist J., Richards G. P., Jarvis P. G. Vertical gradients of water potential and tissue relations in Sitka spruce trees measured with the pressure chamber // J. Appl. Ecol. 1974. Vol. 11. P. 637—667.

Hickley T. M., Lassoie J. P., Running S. W. Temporal and spatial variations in the water status of forest trees // Forest Science. 1978. Monogr. 20. 72 p.

Sazonova T. A., Kolosova S. V., Robonen E. W. Rate of sap flow in Norway spruce // Monitoring of Energy-Mass Exchange between Atmosphere and Forests Ecosystems. Gottingen, 2002. P. 83—87.

Scholander P. F., Hammel H. T., Hemmingsen E. A., Bradstreet E. D. Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and some other plants // Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1964. Vol. 52. P. 119—125.

Zimmermann M. H., Brown C. L. Trees: Structure and function. Berlin; Heilberg; New York, 1971. 336 p.

SUMMARY

Studies of the water regime in Scots pine and Siberian spruce trees of different health categories determined visually and by the physiological parameter, namely water deficit, under industrial pollution were made. The water deficit grows nonlinearly as the health status of a tree deteriorates. An agreement between the health category determined visually and that determined by the water deficit value was more explicit in spruce trees than in pine trees. Hence, the pollution dose being the same, the period from the initial response to the death may be shorter for spruce trees as compared to pine trees.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.948.2

© С. В. Овчинникова

СИСТЕМА ТРИБЫ *ERITRICHIEAE* (*BORAGINACEAE*)

S. V. OVCZINNIKOVA. THE SYSTEM OF THE TRIBE *ERITRICHIEAE* (*BORAGINACEAE*)

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (3833) 30-19-86
E-mail: root@botgard.nsk.su
Поступила 10.03.2006
Окончательный вариант получен 02.10.2006

Критический анализ и обобщение имеющихся данных по морфологии, палиноморфологии, молекулярной систематике и хемотаксономии, сравнительно-морфологическое изучение признаков плода у представителей трибы *Eritrichieae* с помощью светового и сканирующего электронного микроскопа позволили разработать новую систему трибы и входящих в нее 6 подтриб. Описано 2 новые подтрибы: *Allocaryinae* и *Anoplocaryinae* в трибе *Eritrichieae*, подтверждена самостоятельность триб *Asperugeae* и *Heterocaryeae* и осуществлена их валидизация, подтриба *Pseudomertensiinae* перенесена из трибы *Eritrichieae* в трибу *Lithospermeae*.

Ключевые слова: *Boraginaceae*, триба *Eritrichieae*, подтрибы *Allocaryinae*, *Anoplocaryinae*, трибы *Asperugeae*, *Heterocaryeae*, *Lithospermeae*, подтриба *Pseudomertensiinae*, трибы *Echiochileae*, *Craniospermeae*, *Cynoglosseae*, роды *Myosotidium*, *Selkirkia*, система.

Триба *Eritrichieae* Benth. et Hook. f. в сем. *Boraginaceae* Juss. была описана в 1876 г. G. Bentham и J. D. Hooker в «Genera Plantarum». Они отделили ее от трибы *Cynoglosseae* DC. по признакам плодов. Эремы родов трибы *Eritrichieae* прикрепляются к пирамидальному или колонковидному карпобазису средней или нижней частью брюшной стороны, поэтому при постфлоральном разрастании свободные верхушки их поднимаются вверх, выше карпобазиса, оставляя свободным поднимающийся столбик. Объем трибы в разных системах бурачниковых существенно менялся. Единственной монографической сводкой по трибе *Eritrichieae* является работа A. Brand (1931). Он дал этой трибе название *Cryptantheae* Brand и выделил 2 подтрибы: *Cryptanthinae* Brand с 32 родами и *Amsinckiinae* Brand с 1 родом *Amsinckia* Lehm. Результаты изучения автором материала были неравноценны. Таксоны с территории американского континента были приняты в очень узком смысле: Brand описал 8 родов и 46 видов. Евразиатские таксоны им, напротив, трактовались очень широко. По сравнению с системой Bentham и Hooker (1876) Brand перенес роды *Echiochilon* Desf., *Rochelia* Reichenb. и *Bothriospermum* Bunge в другие трибы. 2 уже описанных к тому времени рода *Amblynotus* Johnst. и *Maccoya* F. Muell. отнесены им к родам *Eritrichium* Schrad. и *Allocarya* Greene соответственно. После выхода монографии Brand было описано 5 новых родов из Средней Азии и Китая (Попов, 1951, 1953; Wang et al., 1980). К. З. Закировым (1941) опубликована работа, в которой рассмотрены взгляды на систему бурачниковых на примере представителей семейства флоры Зеравшана. Анализируя признаки, он выделяет род *Asperugo* L. в самостоятельную трибу *Asperugeae* Zak., а род *Heterocaryum* A. DC. —

в трибу *Heterocaryeae* Zak. К сожалению, эти таксоны не были действительно обнародованы автором. Позднее они были описаны H. Riedl (1967) в ранге подтрибы в составе трибы *Eritrichieae*. Система В. Р. Григорьева (1964), построенная на основании изучения всего сем. *Boraginaceae* методом анализа морфологического строя, носила общий характер. Взяв за основу систему Бранда, он исключил роды, принадлежащие 5 другим трибам, включил вновь описанные 4 рода и на основании системного подхода изучения всех признаков предложил разделить трибу *Eritrichieae* на 4 подтрибы — *Cryptantathinae*, *Allocaryinae*, *Amsinckiinae* и *Hackeliinae*. Подтриба *Hackeliinae* Grigorjev по своему составу соответствовала подтрибе *Cynoglossinae* Попова и была законно выделена Riedl (1967) во «Flora Iranica» как подтриба *Eritrichiinae*. Кроме того, в этой работе Riedl описал новые подтрибы: *Echiochilinae* Riedl и *Pseudomertensiinae* Riedl и также включил их в трибу *Eritrichieae*. В последние годы морфологическими и молекулярными (методом секвенирования ДНК) исследованиями была доказана самостоятельность трибы *Echiochileae* Langstrom et M. W. Ghase (Lonn, 1999; Langstrom, Chase, 2002; Langstrom, Oxelman, 2003). Проведение морфологических и палиноморфологических исследований (Овчинникова, 2000, 2001) подтвердило самостоятельность трибы *Craniospermeae* M. Pop. с родом *Craniospermum* Lehm. Этот род в современных системах бурачниковых относится к трибе *Eritrichieae* (Al-Shehbaz, 1991; Riedl, 1997).

Первоначально монотипный род *Myosotidium* Hook. f. с видом *M. hortensia* (Decne.) Baill. с о-ва Чатем в Новой Зеландии справедливо включали в трибу *Cynoglosseae* DC. (Bentham, Hooker, 1876; Guerke, 1893; Григорьев, 1964; Попов, 1983) из-за сходства в строении цветка и плода. Riedl (1997) и другие авторы поместили его в трибу *Eritrichieae* (Al-Shehbaz, 1991). По признакам карпобазиса (узкопирамидальная форма, наличие продольных ребер и короткого столбика с головчатым рыльцем) и эрема с широким плоским цикатриксом, занимающим всю брюшную сторону, и узким зубчатым крылом этот вид близок роду *Trichodesma* R. Br. из трибы *Trichodesmeae* Zak. ex Riedl, по строению чашечки и венчика — *Tournefortia argentea* L. f. из подсем. *Heliotropioideae* Guerke, а по жизненной форме (длиннотонкокорневищный многолетник) и наличию крупных листьев с длинным черешком и параллельным жилкованием листовых пластинок — видам рода *Mertensia* Roth из трибы *Trigonotideae* Riedl. По совокупности морфологических признаков, особенностям экологии (приморские скалы и песчаные пляжи) и распространения в пределах Новозеландской области Голантарктического царства род *Myosotidium* совершенно отличен от представителей трибы *Eritrichieae*, основной ареал которой лежит в пределах Голарктического царства.

Монотипный род *Selkirkia* Hemsl. с видом *S. berteroi* (Colla) Hemsl. с жизненной формой кустарника до 2 м выс. отнесен Brand (1931) в трибу *Eritrichieae*. Позже другие авторы следовали его ошибочному мнению (Al-Shehbaz, 1991; Riedl, 1997). Но ранее М. Г. Попов (1983) обсудил положение этого вида в системе и отнес его к трибе *Cynoglosseae* по наличию шиповатого крыла на эремах. Вид с жизненной формой крупного кустарника может быть отнесен к «первичным» древесным бурачниковым из подсем. *Cordioideae* Guerke или *Ehretioideae* Guerke. *S. berteroi* распространен на островах Хуан-Фернандес недалеко от побережий Чили в Южной Америке в пределах Голантарктического царства.

Критический анализ и обобщение имеющихся данных по морфологии, палиноморфологи, молекулярной систематике и хемотаксономии, сравнительно-морфологическое изучение признаков плода у представителей трибы и родственных им таксонов сем. *Boraginaceae* с помощью светового и сканирующего электронного микроскопа (Овчинникова, 2006, 2007а, б) позволили разработать новую систему трибы *Eritrichieae* и входящих в нее 6 подтриб.

Ниже приводятся номенклатурные цитаты 6 подтриб трибы *Eritrichieae*, а также и других триб, ранее включаемых в эту трибу, с перечнем входящих в них родов, указанием количества видов и регионов распространения.

Trib. *Eritrichieae* Benth. et Hook. f., 1876, Gen. Pl. 2 : 836; М. Попов, 1953, во Фл. СССР 19 : 524; Riedl, 1967, in Rech. f., Fl. Iran. 48 : 63, p. p.; Доброч., 1978, Новости сист. высш. и низш. раст. 1977 : 189; она же, 1981, во Фл. европ. части СССР 5 : 164. — Trib. *Cryptantheae* Brand, 1925, Feddes Repert. 21 : 249; id., 1931, in Engler, Pflanzenr. 4, 252 : 1, p. p.
Typus: *Eritrichium* Schrad.

Subtrib. 1. *Eritrichiinae* Riedl, 1967, in Rech. f., Fl. Iran. 48 : 63, p. p. — Subtrib. *Eritrichiinae* Dobrocz., 1977, Новости сист. высш. и низш. раст. 1976 : 124, nom. superfl. — Trib. *Eritrichiinae* subtrib. *Cynoglossinae* M. Pop., 1953, во Фл. СССР 19 : 387, descr. ross., p. p.
Typus: *Eritrichium* Schrad.

Роды: 1. *Eritrichium* (76 видов); 2. *Amblynotus* Johnst. (1); 3. *Tianschaniella* B. Fedtsch. (1); 4. *Hackelia* Opiz (45); 5. *Microcaryum* Johnst. (1); 6. *Chionocharis* Johnst. (1); 7. *Metaeritrichium* W. T. Wang (1); 8. *Stephanocaryum* M. Pop. (2); 9. *Microula* Benth. (= *Tretocarya* Maxim.) (29). Распространены в Евразии и Северной Америке.

Subtrib. 2. *Echinosperminae* Ovczinnikova, 2005, Бот. журн. 90, 8 : 1157. — Trib. *Eritrichieae* subtrib. *Cynoglossinae* M. Pop., 1953, во Фл. СССР 19 : 387, descr. ross., p. p. — Trib. *Eritrichieae* subtrib. *Eritrichiinae* Riedl, 1967, in Rech. f., Fl. Iran. 48 : 63, p. p., excl. typo.
Typus: *Lappula* Gilib.

Роды: 1. *Lappula* (70 видов); 2. *Lepechiniella* M. Pop. (16 видов). Распространены в Евразии, Северной Америке, Африке и Австралии.

Subtrib. 3. *Cryptanthinae* Brand, 1925, Feddes Repert. 21 : 249 (pro subtrib. tribus *Cryptantheae* Brand), p. p.; id., 1931, in Engler, Pflanzenr. 4, 252 : 22, p. p.
Typus: *Cryptantha* Lehm.

Роды: 1. *Cryptantha* (incl. *Johnstonella* Brand) (60 видов); 2. *Oreocarya* Greene (incl. *Hemisphaerocarya* Brand) (45); 3. *Eremocarya* Greene (1); 4. *Greeneocharis* Guerke et Harms (1); 5. *Nesocaryum* Johnst. (1). Распространены в Северной и Южной Америке.

Subtrib. 4. Allocaryinae Grigorjev ex Ovczinnikova subtrib. nov. — Trib. *Cryptantheae* subtrib. *Cryptanthinae* Brand, 1925, Feddes Repert. 21 : 249, p. p.; id., 1931, in Engler, Pflanzenr. 4, 252 : 22, p. p. — Trib. *Eritrichieae* subtrib. *Lithosperminae* M. Pop., 1953, во Фл. СССР 19 : 524, descr. ross., p. min. p. — Carpobasis humilipyramidalis cum stylo breve. Eremi ovoidei, recti vel arcuati, facie gyroso-plicata vel reticulato-costata. Cicatrix triangulari-orbicularis, infundibularis vel rostriformis. Corolla infundibularis, alba, minuta, fornices ad plicas reducti vel bene evoluti. Calyx quinguefidus. Inflorescentiae erectae racemis laxis compositae; bracteae foliaceae. Folia caulina angusta, caulis basi opposita, cetera alterna, pilis appressis vel semisquarrosis pubescentia. Plantae annuae, biennes vel perennes, habitatione: declivia sicca, lapidosa, deserta arenosa, zona litoralis.

Typus: *Allocarya* Greene.

Карпобазис низкопирамидальный, с коротким столбиком. Эремы яйцевидные, прямые или дуговидно-изогнутые с извилисто-складчатой или сетчато-ребристой поверхностью. Цикатрикс треугольно-округлый, воронковидный или клювовидный. Венчик воронковидный, белый, в зеве со складочками или сводиками, мелкий. Чашечка пятираздельная, в основании сросшаяся. Соцветия прямостоячие, простые, из рыхлых монохазиев с листовидными прицветниками. Листья узкие, в основании стебля супротивные, остальные очередные, рассеянно опушенные прижатыми или оттопыренными волосками. Одно-двулетние, реже многолетние растения каменистых, щебнистых низкогорных склонов, песков в пустынной зоне и на литорали.

Описанная нами подтриба выделена В. Р. Григорьевым (1964), но не была им действительно обнародована.

Роды: 1. *Allocarya* (incl. *Echinoglochin* Brand, *Glyptocaryopsis* Brand) (40 видов); 2. *Maccoya* F. Muell. (3); 3. *Echidiocarya* A. Gray (incl. *Allocaryastrum* Brand) (3); 4. *Plagiobothrys* Fisch. et C. A. Mey. (50). Распространены в тихоокеанском бассейне: на п-ове Камчатка, Курильских и Алеутских островах, в западных районах Северной и Южной Америки и в Австралии.

В отличие от подтрибы *Cryptanthinae* для видов подтрибы *Allocaryinae* характерен низкопирамидальный карпобазис с коротким столбиком (а не узкопирамидальный или пирамидальный, с длинным столбиком, превышающим высоту эремов); эремы яйцевидные прямые или дуговидно-изогнутые с извилисто-складчатой или сетчато-ребристой поверхностью (а не конусовидные или кубарчатые с бугорчатой, сосочково-морщинистой или опушенноволосистой поверхностью); цикатрикс треугольно-округлый, воронковидный или клювовидный (а не щелевидно-треугольный).

В. М. Старченко (1985), изучавшая состав нафтохинонов в корнях дальневосточных бурачниковых, выявила их полное отсутствие у вида *Allocarya orientalis* (L.) Brand, в отличие от других представителей трибы *Eritrichieae*. Кроме того, у *A. orientalis* отмечен несвойственный видам трибы *Eritrichieac* в целом тип пыльцевых зерен — Asperugo-тип (Аветисян, 1952).

Subtrib. 5. Anoplocaryinae Ovczinnikova subtrib. nov. — Trib. *Cryptantheae* subtrib. *Cryptanthinae* Brand, 1925, Feddes Repert. 21 : 249, p. p.; id., 1931, in Engler, Pflanzenr, 4, 252 : 22, p. min. p. — Trib. *Eritrichieae* subtrib. *Lithosperminae* M. Pop., 1953, во Фл. СССР, 19 : 524, descr. ross., p. min. p. — Carpobasis pyramidalis cum stylo longo, eremos excedens. Eremi ovoidei, dorsiventraliter compressi, dorso convexo ad latera sensim abeunte, facie gyroso-plicata vel sparse tuberculata. Cicatrix triangulari-orbicularis, rostriformis. Corolla caerulea brachymorpha, limbo mango et faucibus conspicuis. Calyx quinquefidus. Inflorescentiae erectae, racemosae vel cymosae. Folia oblonga vel oblongo-ovata, apice subacuminata supra appress setosa. Plantae perennes rhizomate longo, habitatione mesophytica: ad pedes saxorum in rupibus, vallibus fluviorum in zona sylvatica.

Typus: *Anoplocaryum* Ledeb.

Карпобазис пирамидальный, с длинным столбиком, заметно превышающим высоту эремов. Эремы яйцевидные, дорсивентрально сжатые, с выпуклой спинкой, плавно переходящей в бока, с извилисто-складчато-бородавчатой или рассеянно-бугорчатой поверхностью. Цикатрикс треугольно-округлый, клювовидный. Венчик голубой, брахиморфный, с хорошо развитыми сводиками. Чашечка пятираздельная, в основании сросшаяся. Соцветия прямостоячие, простые кистевидные или цимозные (полузонтики). Листья продолговатые или продолговато-яйцевидные, сверху рассеянно опушенные мелкими щетинками. Длиннокорневищные многолетние растения теневых мезофитных местообитаний: у основания и в расщелинах скал, в долинах рек, в лесной зоне.

Род: *Anoplocaryum* Ledeb. (4 вида). Распространен в Сибири и Монголии.

Отличается от подтрибы *Allocaryinae* Grigorjev ex Ovczinnikova наличием очень длинного столбика, признаками венчика, особенностями жизненной формы, условиями местообитаний.

Subtrib. 6. *Amsinckiinae* Brand, 1931, in Engler, Pflanzenr. 4, 252 : 204 (pro subrib. tribus *Cryptantheae* Brand).

Typus: *Amsinckia* Lehm.

Род: *Amsinckia* (20 видов). Распространен в Северной и Южной Америке, занесен в Евразию, Африку и Австралию.

Trib. Asperugeae Zak. ex Ovczinnikova trib. nov. — Trib. *Eritrichieae* Benth. et Hook. f. subtrib. *Asperuginae* Riedl, 1967, in Rech. f., Fl. Iran. 48 : 95, cum auct. epith. Zak. — Trib. *Asperugeae* Zak., 1941, Тр. Узб. унив. нов. сер., 28, Биол. 15 : 4, 7, slescr. ross.; М. Попов, 1953, во Фл. СССР 19 : 529, nom. inval.; Доброч., 1981, во Фл. европ. части СССР 5 : 171, nom. inval.

Typus: *Asperugo* L.

Чашечка, до середины рассеченная на 5 долей, в промежутках между ними с мелкими зубчиками, при плодах разрастающаяся, сплюснуто-блюдцевидная, с сетью выступающих жилок, на зубцах с крючковатыми шипиками. Венчик мелкий, фиолетовый, позже синеющий, в зеве с 5 тупыми чешуйками. Карпобазис колонковидный, почти плоский, в верхней части с округлыми площадками для прикрепления эремов. Столбик короткий, рыльце головчатое. Эремы белые, почти плоские, несимметричные, скошенные, по бокам килеватые. Брюшной киль в верхней части заканчивается эллиптическим воронковидным цикатриксом. Поверхность эремов сетчато-бугорчато-шиповатая. Однолетняя теневая трава с поникающими или цепляющимися ветвями и 1—3 цветками в пазухах верхних листьев.

Включает 1 монотипный род: *Asperugo* L. Распространен в Евразии, Северной Африке и Северной Америке.

В отличие от трибы *Eritrichieae* для трибы *Asperugeae* характерны сплюснуто-блюдцевидная, при плодах разрастающаяся чашечка, на зубцах с крючковатым шипиками (а не пятираздельная, реже только в основании сросшаяся); венчик фиолетовый, позже синеющий (а не белый, голубой или желтый, очень редко пурпурный); эремы почти плоские, несимметричные, на один бок скошенные (а не кубарчатые); эллиптический воронковидный цикатрикс (а не яйцевидный плоский).

Близок родам трибы *Eritrichieae*: по расположению цветков и окраске венчика — китайскому роду *Microula* Benth., по аномальному в трибе строению пыльцевых зерен: 8-бороздно-4-оровых (Аветисян, 1956; Ning, Xi, Zhang, 1993) — роду *Allocarya* Greene. Хемотаксономическими исследованиями P. Tetenyi (1974) подтверждена независимость рода *Asperugo* от трибы *Eritrichieae*.

Trib. Heterocaryeae Zak. ex Ovczinnikova trib. nov. — Trib. *Eritrichieae* Benth. et Hook. f. subtrib. *Heterocaryinae* Riedl, 1967, in Rech. f., Fl. Iran. 48 : 84, cum auct. epith. Zak. — Trib. *Heterocaryeae* Zak., 1941, Тр. Узб. унив. нов. сер., 28, Биол. 15 : 4, 7, descr. ross.; М. Попов, 1953, во Фл. СССР, 19 : 536, nom. inval; Доброч., 1981, во Фл. европ. части СССР 5 : 172, nom. inval.

Tupus: *Heterocaryum* A. DC.

Чашечка почти до основания рассеченная на 5 долей, при плодах мало разрастающаяся. Венчик мелкий, сине-фиолетовый, реже голубой, с хорошо развитыми сводиками в зеве. Карпобазис четырехгранный, с углублениями в гранях, в которых плотно размещены эремы. Эремы прикрепляются к карпобазису всей брюшной стороной и разрастаются вместе с ним. Столбик короткий, рыльце головчатое. Характерна гетероэремокарпия с 3—4 морфотипами в одном ценобии. Эремы продолговатые, дорсивентрально сжатые, с плоской спинкой, окруженной 1—2 рядами якорных шипов или окрылением. Поверхность эремов остробугорчатая, зернистобугорчатая или волосистоопушенная. Однолетние щетинистые травы с соцветием — извилиной и утолщенными плодоножками.

Включает 1 род: *Heterocaryum* A. DC. (6 видов). Распространен в Юго-Западной Азии.

Отличается от трибы *Eritrichieae* триходесмовым типом плода: карпобазиса, площадки прикрепления эремов и поверхности околоплодника; и окраской венчика.

Trib. *Craniospermeae* M. Pop., 1953, во Фл. СССР 19 : 531. — Trib. *Borrageae* subtrib. *Craniospermeae* DC., 1845, Prodr. 9 : 467. — Trib. *Cryptantheae* subtrib. *Cryptanthinae* Brand, 1931, in Engler, Pflanzenr. 4, 252 : 22, p. min. p.

Typus: *Craniospermum* Lehm.

Род: *Craniospermum* (6 видов). Распространен в Сибири, Восточном Казахстане, Монголии и Китае.

При построении системы рода *Craniospermum* (Овчинникова, 2000) были изучены признаки цветка и ценобия у всех 6 видов. В отличие от видов трибы *Eritrichieae* для рода характерен долихоморфный лиловый или сине-фиолетовый венчик без сводиков, низко пирамидальный, почти плоский карпобазис с длинным столбиком, зажатым между эремами, с головчато-дисковидным рыльцем и широкий, отогнутый набок брюшной киль на эремах, который заканчивается довольно крупным, выпуклым цикатриксом разной формы. На спинке эремы несут слабо или заметно вздутое крыло.

Мной (Овчинникова, 2001) также установлено, что у представителей рода *Craniospermum* встречаются пыльцевые зерна двух типов: 3-бороздно-оровые и 3-поровые. Такая пыльца характерна для тропического подсем. *Cordioideae* и для триб *Trichodesmeae*, *Boragineae*, *Lithospermeae*, *Echiochileae* подсем. *Boraginoideae* и изучена достаточно хорошо (Аветисян, 1952, 1956; Земскова, Попова, 1991; Попова, Земскова, 1995; Scheel, Ybert, Barth, 1996; Bigazzi, Selvi, 2000). Из анализа литературных данных по пыльце бурачниковых становится ясно, что подобные типы являются примитивными и наиболее близки к исходным типам пыльцы внутри сем. *Boraginaceae*. Представители трибы *Eritrichieae* характеризуются пыльцой с 6 или 8 чередующимися оровыми и безоровыми бороздами (Куприянова, Алешина, 1972; Diez, Valdes, 1991; Ning, Xi, Zhang, 1993; Попова, Земскова, 1995; Retief, Van Wyk, 1999; Khatamsaz, 2001; Hargrove, Simpson, 2003). Такой тип пыльцевых зерен встречается в подсемействах *Ehretioideae* и *Heliotropioideae*, а также в трибах *Trigonotideae*, *Myosotideae* Reichenb., *Cynoglosseae*, *Rochelieae* DC., *Heterocaryeae* (Nowicke, Skvarla, 1974; Clarke et al., 1979; Grau, Schwab, 1982; Liu et al., 2001, 2003; Никифорова, 2002) и представляет другую, независимую от первой, линию эволюции. Полученные данные по морфологии плодов и пыльцевых зерен подтверждают правильность выделения рода *Craniospermum* в самостоятельную трибу *Craniospermeae*.

Trib. *Echiochileae* Langstrom et M. W. Chase, 2002, Plant Syst. Evol. 234 : 149. — Trib. *Eritrichieae* Benth. et Hook. f. subtrib. *Echiochilinae* Riedl, 1967, in Rech. f., Fl. Iran. 48 : 57. — Trib. *Trigonotideae* Riedl subtrib. *Antiphytinae* Riedl, 1967, in Rech. f., Fl. Iran. 48 : 53; id., 1968, Österr. Bot. Zeitschr. 115 : 296, p. p.
Typus: *Echiochilon* Desf.

Роды: 1. *Echiochilon* (incl. *Sericostoma* Stocks ex Wight.) (15 видов); 2. *Ogastemma* Brummitt (= *Megastoma* Coss. et Dur.) (1); 3. *Antiphytum* DC. ex Meissn. (= *Thaumatocaryum* Baill.) (1); 4. *Amblynotopsis* Macbr. (1); 5. *Amphibologyne* Brand (1). Распространены в Юго-Западной Азии, Северной Африке, Мексике, Бразилии и Уругвае.

В отличие от трибы *Eritrichieae* для трибы *Echiochileae* характерны: сросшаяся в основании чашечка, с чашелистиками разной длины; зигоморфный или актиноморфный, сине-фиолетовый, реже голубой венчик, без сводиков в зеве; узкопирамидальный карпобазис заканчивается столбиком с двулопастным рыльцем; эремы седловидной или яйцевидной формы имеют вытянутую ножку, с помощью которой крепятся к карпобазису; площадка прикрепления щелевидная, в основании почти треугольная; поверхность эремов почти ровная или бугорчатая. К трибе *Echiochileae* относятся ксероморфные узколистные кустарнички, многолетники, реже однолетние травы тропической пустыни (Langstrom, Chase, 2002; Овчинникова, 2007а). Представители родов *Echiochilon*, *Ogastemma*, *Sericostoma* и *Antiphytum* из этой трибы имеют примитивный тип пыльцевых зерен: 2—3-бороздно-оровые с перфорированной экзиной и большой эндоапертурой с зернистой поверхностью оры (Scheel, Ybert, Barth, 1996; Lonn, 1999). Карпологический, палиноморфологический и флорогенетический анализ представителей этой трибы говорит о том, что, скорее всего, она близка эволюционной линии развития *Ehretioideae* и *Heliotropioideae* и, возможно, является исходной в развитии не только трибы *Lithospermeae* s. l., но и подтриб *Cryptanthinae*, *Allocaryinae*, *Anoplocaryinae* и *Amsinckiinae* в трибе *Eritrichiinae*. Эволюционные связи между мексикано-южноамериканским родом *Antiphytum* (включающий роды *Thaumatocaryum*, *Amblynotopsis* и *Amphibologyne*) из трибы *Echiochileae* и трибой *Trigonotideae* отмечал в своем исследовании Riedl (1968).

Trib. *Lithospermeae* (DC.) Guerke subtrib. *Pseudomertensiinae* Riedl, 1967, in Rech. f., Fl. Iran. 48 : 58 (pro subtrib. tribus *Eritrichieae* Benth. et Hook. f.).
Typus: *Pseudomertensia* Riedl.

Род: *Pseudomertensia* (9 видов). Распространен в Памироалае, горах Афганистана, Пакистана, Кашмира, в Гималаях и Тибете.

Подтриба *Pseudomertensiinae* перенесена нами в трибу *Lithospermeae* на основании сходства по жизненной форме каудексообразующего многолетника, признакам плода и форме чашечки. В отличие от трибы *Eritrichieae* для видов рода *Pseudomertensia* характерны гладкие блестящие неравномерно окрашенные эремы с узкокилеватым по краям диском и плоской ареолой и темно-лиловый колокольчатый венчик. По этим признакам род *Pseudomertensia* наиболее близок *Macrotomia echioides* (L.) Boiss. (= *Huynhia pulchra* (Roem. et Schult.) Greuter et Burdet) из трибы *Lithospermeae*, распространенному в Юго-Западной Азии, а по строению венчика — азиатским видам рода *Mertensia* из трибы *Trigonotideae*.

Благодарности

Считаю своим долгом выразить благодарность Т. В. Егоровой и Т. Н. Поповой за консультации и ценные замечания при подготовке статьи к печати.

Исследования выполнены при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-48493).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян Е. М. Морфология микроспор бурачниковых (*Boraginaceae*) и ее значение для познания филогении семейства: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ереван, 1952. 22 с.

Аветисян Е. М. Морфология микроспор бурачниковых // Тр. Бот. ин-та АН АрмССР. 1956. Т. 10. С. 7—66.

Григорьев В. Р. Метод анализа морфологического строя и его данные к построению системы Бурачниковых (*Boraginaceae*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Орджоникидзе, 1964. 18 с.

Закиров К. З. Материалы к флоре Зеравшана. Сем. Бурачниковые // Тр. Узб. гос. ун-та. 1941. Нов. сер. № 28. Биология. Вып. 15. 26 с.

Земскова Е. А., Попова Т. Н. Палиноморфологическое исследование рода *Onosma* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 9. С. 1279—1291.

Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР (*Aceraceae — Illecebraceae*). Л., 1972. С. 65—67.

Никифорова О. Д. Палиноморфологическое исследование рода *Myosotis* (*Boraginaceae*) и некоторых родственных ему родов // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 3. С. 44—53.

Овчинникова С. В. Система рода *Craniospermum* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 12. С. 77—87.

Овчинникова С. В. Палиноморфология рода *Craniospermum* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 12. С. 44—50.

Овчинникова С. В. Особенности ультраскульптуры поверхности плодов у видов подтрибы *Echinosperminae* (триба *Eritrichieae*, *Boraginaceae*) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 10. С. 1545—1556.

Овчинникова С. В. Ультраскульптура плодов некоторых родов из триб *Eritrichieae* (подтриба *Eritrichiinae*) и *Trigonotideae* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. 2007а. Т. 92. № 2. С. 228—240.

Овчинникова С. В. Структура поверхности плодов у некоторых видов семейства *Boraginaceae* (трибы *Eritrichieae*, *Asperugeae*, *Echiochileae*, *Lithospermeae*) // Бот. журн. 2007б. Т. 92. № 3. С. 365—377.

Попов М. Г. Новые бурачниковые // Ботан. матер. Герб. Бот. инст. АН СССР. 1951. Т. 14. С. 305—335.

Попов М. Г. Бурачниковые — *Boraginaceae* G. Don // Флора СССР. М.; Л., 1953. Т. 19. С. 97—718.

Попов М. Г. Опыт восстановления филогенетической истории семейства Бурачниковых (*Boraginaceae* s. s.) на основе теоретических построений // Филогения, флорогенетика, флорография, систематика. Киев, 1983. Ч. 2. С. 361—447.

Попова Т. Н., Земскова Е. А. Палиноморфологическое изучение некоторых видов семейства *Boraginaceae* (подсемейство *Boraginoideae*) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 10. С. 1—14.

Старченко В. М. Бурачниковые (*Boraginaceae* G. Don) советского Дальнего Востока. Владивосток, 1985. 108 с.

Al-Shehbaz I. A. The genera of the *Boraginaceae* in the southeastern United States // J. Arn. Arb. 1991. Suppl. Ser. 1. P. 1—169.

Bentham G., Hooker J. D. Genera plantarum. Londini, 1876. Vol. 2. Pars 2. 1279 p.

Bigazzi M., Selvi F. Pollen morphology in the *Boragineae* (*Boraginaceae*) in relation to the taxonomy of the tribe // Plant Syst. Evol. 1998. Vol. 213. P. 121—151.

Brand A. Boraginaceae — Cryptantheae / A. Engler. Das Pflanzenreich. Leipzig, 1931. IV. Fam. 252 (Heft 97). 236 S.

Clarke G. C. S., Chanda S., Sahay S. Pollen morphology in the genus *Pardoglossum* (*Boraginaceae*) with some observation on heterocolpate pollen // Rev. Palaeobot. Palynol. 1979. Vol. 28. N 3—4. P. 301—309.

Diez M. O., Valdes B. Pollen morphology of the tribes *Eritrichieae* and *Cynoglosseae* (*Boraginaceae*) in the Iberian Peninsula and its taxonomic significance // Bot. J. Linn. Soc. 1991. Vol. 107. N 1. P. 49—66.

Grau J., Schwab A. Mikromerkmale der Blute zur Gliederung der Gattung *Myosotis* // Mitt. Bot. Staatssam. München, 1982. Bd 18. S. 9—58.

Guerke M. Boraginaceae — Eritrichieae / A. Engler u. K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1893. Teil 4, 3a. S. 106—112.

Hargrove L., Simpson M. G. Ultrastructure of heterocolpate pollen in *Cryptantha* (*Boraginaceae*) // Int. J. Pl. Sci. 2003. Vol. 164. N 1. P. 137—151.

Khatamsaz M. Pollen morphology of Iranian *Boraginaceae* family and its tasonomic significance // Iran. Journ. Bot. 2001. Vol. 9. N 1. P. 27—40.

Langstrom E., Chase M. W. Tribes of *Boraginoideae* (*Boraginaceae*) and placement of *Echiochilon, Ogastemma* and *Sericostoma*: a phylogenetic analysis based on atpB plasted DNA sequence data // Plant Syst. Evol. 2002. Vol. 234. P. 137—153.

Langstrom E., Oxelman B. Phylogeny of *Echiochilon* (*Echiochileae, Boraginaceae*) based on ITS sequences and morphology // Taxon. 2003. Vol. 52. P. 725—735.

Liu J. X., Zhang J. M., Ning J. C. et al. Pollen morphology of the tribe *Cynoglosseae* of *Boraginaceae* in China // Acta Phytotax. Sin. 2001. Vol. 39. N 6. P. 515—522.

Liu J. X., Xi Y. Z., Ning J. C., Zhang J. M. et al. Pollen morphology and exine ultrastructure of genus *Cordia* in *Boraginaceae* in China // Acta Botan. Sin. 2001. Vol. 43. N 9. P. 893—898.

Lonn E. Revision of the three *Boraginaceae* genera *Echiochilon, Ogastemma* and *Sericostoma* // Bot. J. Linn. Soc. 1999. Vol. 130. P. 185—259.

Ning J., Xi Y., Zhang Y. A study on pollen morphology of *Microula* Benth. and allied genera (*Boraginaceae*) // Acta Phytotax. Sin. 1993. Vol. 31. N 4. P. 318—328.

Nowicke J. W., Skvarla J. J. A palynological investigation of the genus *Tournefortia* (*Boraginaceae*) // Amer. Jour. Bot. 1974. Vol. 61. N 9. P. 1021—1036.

Retief E., Van Wyk A. The taxonomic significance of pollen morphology in the southern African *Boraginaceae* // African plants: biodiversity, taxonomy and uses. Kew Roy. bot. gardens, 1999. P. 319—328.

Riedl H. Boraginaceae / K. H. Rechinger (ed.). Flora Iranica. Graz, 1967. Lfg 48. S. 1—281.

Riedl H. Die neue Tribus *Trigonotideae* und das System der *Boraginoideae* // Österr. Bot. Zeitschr. 1968. Bd 115. H. 3. S. 291—321.

Riedl H. Boraginaceae // Flora Malesiana. Ser. 1. *Spermatophyta*. Leiden, 1997. Vol. 13. P. 43—168.

Scheel R., Ybert J. P., Barth O. M. Pollen morphology of the *Boraginaceae* from Santa Catarina State (Southern Brazil) with comments on the taxonomy of the family // Grana. 1996. Vol. 35. N 3. P. 138—153.

Tétényi P. Données chimiotaxonomiques sur les *Boraginacées* // Acta Bot. Sci. Hung. 1974. Vol. 20. N 1—2. P. 159—167.

Wang W. T., Lian Y. S., Wang J. Q. New taxa of *Boraginaceae* from Xizang (Tibet) // Acta Phytotax. Sin. 1980. T. 18. N 4. P. 514—520.

SUMMARY

Critical assimilation, analysis and generalization of the information on morphology, palynomorphology, molecular systematics, chemotaxonomy and results of a detailed SEM study of nutlet morphology have allowed to develop a new system of the tribe *Eritrichieae* (*Boraginaceae*) and its 6 subtribes. Independence of the tribes *Asperugeae* and *Heterocaryeae* are confirmed. Two new subtribes *Allocaryinae* and *Anoplocaryinae* in the tribe *Eritrichieae* are described. The subtribe *Pseudomertensiinae* is transferred from the tribe *Eritrichieae* to the tribe *Lithospermeae*.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 528.29 (470)

© Е. Э. Мучник,[1] Л. А. Конорева,[2] Д. Е. Гимельбрант[2, 3]

ДОПОЛНЕНИЯ К ФЛОРЕ ЛИШАЙНИКОВ ЦЕНТРАЛЬНОГО ЧЕРНОЗЕМЬЯ

E. E. MUCHNIK, L. A. KONOREVA, D. E. HIMELBRANT.
NEW LICHEN SPECIES OF THE CENTRAL CHERNOZEM REGION

[1] Институт лесоведения РАН
143030 п/о Успенское Одинцовского р-на Московской обл.
E-mail: eugenia@lichenfield.com
[2] С.-Петербургский государственный университет, биолого-почвенный факультет, кафедра ботаники
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
E-mail: ajdarzapov@yandex.ru
[3] Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН, Лаборатория экологии растений
Петропавловск-Камчатский, ул. Партизанская, 6
E-mail: d-brant@mail.ru

Поступила 21.03.2006
Окончательный вариант получен 17.10.2006

Приводятся 10 видов лишайников и 1 вид лихенофильного гриба, новых для Центрального Черноземья России. Для каждого вида даны сведения об субстратах и местонахождениях, частоте встречаемости в регионе, географическая характеристика распространения на территории России.

Ключевые слова: лишайники, новые виды, Центральное Черноземье, Россия.

В 2004—2005 гг. нами были продолжены лихенологические исследования на территории Центрального Черноземья. Обработка гербарных материалов этих полевых сезонов позволила выявить 10 видов лишайников и 1 вид лихенофильного гриба, новых для изучаемого региона.

Номенклатура таксонов указана в основном по работе R. Santesson с соавт. (2004). После основного названия приведены синонимы, под которыми виды часто указываются. Данные о географическом распространении видов приведены с использованием различных литературных источников (соответствующие выпуски «Определителя лишайников СССР», 1971—1978 и «Определителя лишайников России», 1995—2004; Макаревич и др., 1982; Макрый, 1990; Криворотов, 1997; Херманссон, Кудрявцева, 1997; Херманссон и др., 1998; Урбанавичене, Урбанавичюс, 1998; Заварзин и др., 1999; Журбенко, 2000; Давыдов, 2001; Седельникова, 2001; Шустов, 2002; Чабаненко и др., 2002; Кузнецова, Гимельбрант, 2004; Урбанавичюс, Урбанавичене, 2004; Гимельбрант и др., 2005; Малышева, 2005; Пауков, Трапезникова, 2005, и др.), а также личным сообщениям Г. П. Урбанавичюса.

Acrocordia gemmata (Ach.) A. Massal. (*A. alba* (Schrad.) de Lesd., *Arthopyrenia gemmata* (Ach.) A. Massal.) — Воронежская обл.: Грибановский р-н, Теллермановский лесной массив, Теллермановское опытное лесничество, на коре клена остролистного и ясеня в нагорной дубраве, 37-й и 53-й кварталы, 12 IV 2005, 21 IX 2005, Е. Э. Мучник, на коре ясеня и липы в пойменной дубраве, 39-й квартал, 12 IV 2005, Е. Э. Мучник. Довольно часто. Гербарий Института лесоведения (ИЛ) РАН.

Неморальный вид с раннеморальным распространением. В России довольно обычен в европейской части, были находки в Сибири, Прибайкалье и на Дальнем Востоке.

Arthonia apatetica (A. Massal.) Th. Fr. — Курская обл.: Золотухинский р-н, памятник природы «Урочище Темное», урочище Грядочка, водораздельная дубрава, поляна, на коре осины, 12 VIII 2005, Л. А. Конорева; урочище Шестопаловская роща, квартал 16, осинник, на коре осины, 09 VI 2005, Л. А. Конорева. Редко. (LECB).

Бореальный вид с евразиатско-американским типом ареала. В России распространен на севере европейской части, в Поволжье, на Кавказе, Урале, в Сибири и на Дальнем Востоке.

A. dispuncta Nyl. — Белгородская обл.: Алексеевский р-н, окр. с. Иващенково, участок кленово-вязового леса у пруда, на коре клена, 02 VIII 2005, Л. А. Конорева; Белгородский р-н, окр. с. Соломино, водораздельная дубрава, на коре клена, 18 VIII 2004, Л. А. Конорева. Курская обл.: Золотухинский р-н, памятник природы «Урочище Темное», урочище Темное, квартал 8, кленово-дубовый лес, на коре молодого клена, 08 VI 2005; Л. А. Конорева; урочище Шестопаловская роща, квартал 15, дубово-кленово-липовый лес, на коре клена; квартал 16, осинник, на коре молодой осины, 09 VI 2005, Л. А. Конорева; Обоянский р-н, урочище Туровец-Большое, квартал 73, памятник природы «Клон осины исполинской», на коре осины исполинской, на валежнике, 23 VIII 2005, Л. А. Конорева. Часто. (LECB).

Бореальный вид с евроамериканским типом ареала. В России известен из Карелии, Ленинградской обл.

A. ruana A. Massal. (*Arthothelium ruanum* (A. Massal.) Körb.) — Курская обл.: Золотухинский р-н, памятник природы «Урочище Темное», урочище Роща, березняк, поляна, на коре ольхи, 09 VI 2005, Л. А. Конорева. Единично. (LECB).

Бореальный вид с голарктическим типом ареала (с находками вне Голарктики лишь в Южной и Юго-Восточной Азии). В России распространен в европейской части, на Урале, Кавказе, в Южной Сибири и на Дальнем Востоке.

Caloplaca cerinelloides (Erichsen) Poelt — Курская обл.: Обоянский р-н, урочище Туровец-Большое, квартал 73, памятник природы «Клон осины исполинской», на коре осины исполинской, 23 VIII 2005, Л. А. Конорева. Единично. (LECB).

Бореальный вид с евроазиатским типом ареала. В России выявлен на севере европейской части, на Северном Урале, Кавказе, в Южной Сибири.

Calicium glaucellum Ach. — Воронежская обл.: Грибановский р-н, Теллермановский лесной массив, Теллермановское опытное лесничество, на обнаженной древесине в нагорной дубраве. Квартал 46, 22 IX 2005, Е. Э. Мучник. Единично. Гербарий ИЛ РАН.

Ното-бореальный вид с панбореальным типом ареала. В России нередок на севере европейской части, встречается на Урале, Кавказе, в Южной Сибири и на Дальнем Востоке.

Cyphelium notarisii (Tul.) Blomb. et Forssell. — Воронежская обл.: Грибановский р-н, Теллермановский лесной массив, Теллермановское опытное лесничество, Строяновский кордон, на обработанной древесине забора, 14 IV 2005, Е. Э. Мучник. Единично. Гербарий ИЛ РАН.

Ното-бореальный, евразиатско-американский вид. В России распространен в Среднем Поволжье (Республика Марий Эл, Мордовия, Татарстан), в Волгоградской обл., на Южном Урале и в Южной Сибири.

Dimerella pineti (Ach.) Vězda. — Воронежская обл.: Грибановский р-н, Теллермановский лесной массив, Теллермановское опытное лесничество, квартал 15, нагорная дубрава, на гниющей древесине, 20 IX 2005, Е. Э. Мучник; единично. Гербарий ИЛ РАН.

Бореальный вид с мультирегиональным распространением. В России встречается на севере и северо-западе европейской части, в Республике Татарстан, в Южной Сибири, на Урале.

Hypocenomyce caradocensis (Leight. ex Nyl.) P. James et Gotth. Schneid. — Воронежская обл.: Грибановский р-н, Теллермановский лесной массив, Теллермановское опытное лесничество, на обнаженной древесине в нагорной дубраве, 31-й и 26-й кварталы, 14 V 2005, 20 IX 2005, Е. Э. Мучник. Гербарий ИЛ РАН. Курская обл.: Медвенский р-н, Центрально-Черноземный заповедник, участок Казацкий, Казацкий лес, квартал 4, на обескоренном дереве, 19 VIII 2005, Л. А. Конорева. Редко. (LECB).

Бореальный вид с европейским типом ареала. В России отмечался в Калининградской и Ленинградской областях, Республике Коми.

Scoliciosporum sarothamni (Vain.) Vězda. — Белгородская обл.: Алексеевский р-н, окр. с. Иващенково, лесополоса, на коре березы, 02 VIII 2005, Л. А. Конорева; окр. с. Меняйлово, участок осиново-кленово-дубового леса у пруда, на ветке клена; лесополоса, на коре сосны; на ветке, 01 VIII 2005, Л. А. Конорева. Курская обл.: Золотухинский р-н, памятник природы «Урочище Темное», урочище Грядочка, квартал 12, водораздельная дубрава, на коре дуба, на сухой ветке дуба; на квартальном столбе, 10 VI 2005, Л. А. Конорева; урочище Роща, березняк, на коре березы; отдельно стоящие дубы у дороги, на ветке дуба; поляна, на коре яблони, 09 VI 2005, Л. А. Конорева; урочище Темное, квартал 10, осинник, на коре березы, молодой осины; дубрава, на коре дуба; квартал 8, кленово-дубовый лес, на коре молодого клена; на валежнике, 08 VI 2005, Л. А. Конорева; урочище Шестопаловская роща, дубрава, на ветке дуба; квартал 14, поляна, на коре осины; квартал 15, березняк, на коре березы; квартал 16, дубрава, на ветке дуба, на поваленном дереве; березняк, на коре березы, 09 VI 2005, Л. А. Конорева; окрестности урочища Шестопаловская роща, у д. Озерово, на коре свежеповаленной ивы ломкой; на сухом дереве, 14 VIII 2005, Л. А. Конорева; сад между д. Озерово и Шестопаловской рощей, на коре груши, 14 VIII 2005, Л. А. Конорева; памятник природы «Усадьба Фета», ивняк у пруда, на коре ивы ломкой, вяза, 14 VIII 2005, Л. А. Конорева; во дворе усадьбы, на пне, на коре березы; на старом заборе, 08 VI 2005, Л. А. Конорева; Воробьевка-1, на коре дуба, липы, тополя, черемухи, яблони, на обескоренном дереве, на валежнике, 14 VIII 2005, Л. А. Конорева. Часто. (LECB).

Бореальный вид с евроамериканским типом ареала. В России пока отмечался только в Ленинградской обл.

Illosporium carneum Fr. — Курская обл.: Золотухинский р-н, памятник природы «Урочище Темное», урочище Роща, березняк, лихенофильный гриб на талломе

Peltigera didactyla (With.) J. R. Laundon, 13 VIII 2005, Л. А. Конорева. Единично. (LECB).

Бореальный евразиатско-американский вид. В России отмечался в Арктике, Карелии, на Северном Урале и в Южной Сибири.

Благодарности

Авторы статьи благодарны А. Н. Титову (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН) за помощь в определении видов лишайников. Особая признательность — Г. П. Урбанавичюсу (Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН, г. Апатиты Мурманской обл.) за научные консультации и личные сообщения по географическому распространению видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гимельбрант Д. Е., Степанчикова И. С., Кузнецова Е. С. Лишайники // Юнтоловский региональный комплексный заказник / Под ред. Е. А. Волкова, Г. А. Исаченко, В. Н. Храмцов. СПб., 2005. С. 133—140.

Давыдов Е. А. Аннотированный список лишайников западной части Алтая // Новости систематики низших растений. СПб., 2001. Т. 35. С. 140—161.

Журбенко М. П. Лишайники и лихенофильные грибы Путоранского заповедника (аннотированный список видов). М., 2000. 55 с. (Флора и фауна заповедников. Вып. 89).

Заварзин А. А., Катенина О. А., Котлов Ю. В., Соколова С. В. Лишайники Санкт-Петербурга и Ленинградской области // Тр. С.-Петербург. о-ва естествоиспытателей. Сер. 6. СПб., 1999. Т. 2: Биоразнообразие Ленинградской области. С. 205—260.

Криворотов С. Б. Лишайники и лишайниковые группировки Северо-Западного Кавказа и Предкавказья (флористический и экологический анализ). Краснодар, 1997. 208 с.

Кузнецова Е. С., Гимельбрант Д. Е. Новые и интересные лишайники Нижнесвирского заповедника // Новости систематики низших растений. СПб., 2004. Т. 37. С. 264—271.

Макаревич М. Ф., Навроцкая И. Л., Юдина И. В. Атлас географического распространения лишайников в Украинских Карпатах. Киев, 1982. 402 с.

Макрый Т. В. Лишайники Байкальского хребта. Новосибирск, 1990. 198 с.

Малышева Н. В. Лишайники окрестностей Санкт-Петербурга: 6. Современное состояние и изменение флоры лишайников Дудергофских высот за период 1799—2003 гг. // Новости систематики низших растений. СПб., 2005. Т. 38. С. 226—237.

Определитель лишайников СССР. Вып. 1—5. Л., 1971—1978.

Определитель лишайников России. Вып. 6—9. СПб., 1995—2004.

Пауков А. Г., Трапезникова С. Н. Определитель лишайников Среднего Урала. Екатеринбург, 2005. 207 с.

Седельникова Н. В. Лишайники Западного и Восточного Саяна. Новосибирск, 2001. 188 с.

Урбанавичене И. Н., Урбанавичюс Г. П. Лишайники Байкальского заповедника (аннотированный список видов). М., 1998. 55 с. (Флора и фауна заповедников. Вып. 68).

Урбанавичюс Г. П., Урбанавичене И. Н. Лишайники // Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России. Вып. 3. Лишайники и мохообразные. М., 2004. С. 5—235.

Херманссон Я., Кудрявцева Д. И. Лишайники Печоро-Илычского заповедника // Флора и растительность Печоро-Илычского биосферного заповедника. Екатеринбург: УрО РАН, 1997. С. 211—325.

Херманссон Я., Пыстина Т. Н., Кудрявцева Д. И. Предварительный список лишайников Республики Коми. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 1998. 136 с.

Чабаненко С. И., Скирина И. Ф., Княжева Л. А. Список лишайников Приморского края и обитающих на них грибов / Отв. ред. А. А. Таран. Южно-Сахалинск: Сахалинский ботанический сад, СахНЦ, ДВО РАН, 2002. 89 с.

Шустов М. В. Лишайники Приволжской возвышенности // Новости систематики низших растений. СПб., 2002. Т. 36. С. 185—203.

Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tønsberg T., Vitikainen O. Lichenforming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Uppsala, 2004. 360 p.

SUMMARY

Ten species of lichens and 1 lichenicolous fungus are reported as new for the Central Chernozem Region (Central Russia). Localities, habitats, substrates and geographical distribution are given for each species.

УДК 581.9 (571.15) Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 5

© А. Л. Эбель

НОВЫЕ НАХОДКИ АДВЕНТИВНЫХ РАСТЕНИЙ В ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ

A. L. EBEL. NEW RECORDS OF ADVENTIVE PLANTS IN THE TOMSK REGION

Томский государственный университет
634050 Томск, пр. Ленина, 36
E-mail: alex@ecos.tsu.ru
Поступила 29.05.2006
Окончательный вариант получен 02.10.2006

Приводятся сведения о распространении 43 видов адвентивных растений в Томской обл. Среди них 25 видов — новые для области натурализовавшиеся или проявляющие тенденцию к натурализации виды, 11 — новые для области ненатурализовавшиеся виды. Для большинства новых для области видов приводятся обобщенные сведения об их распространении в Сибири. Ксенофиты *Amaranthus powellii* и *Galinsoga ciliata* указаны впервые для Сибири.

Ключевые слова: Томск, флора, адвентивные растения, натурализация.

В последние годы ботаниками Томского государственного университета активно проводятся исследования адвентивных и синантропных растений Томской обл. Основные результаты этой работы отражены в ряде публикаций (Пяк, 1994; Мульдияров и др., 1996; Эбель, 1997; Пяк, Мерзлякова, 2000; Мерзлякова, 2000; Амельченко, 2000; Олонова, 2003).

В настоящем сообщении приводятся новые сведения о таксономическом составе адвентивной фракции томской флоры, а также о распространении некоторых редких и считавшихся редкими видами заносных растений в Томской обл. К натурализовавшимся видам отнесены те растения, которые способны хотя бы временно возобновляться из собственных семян или длительно возобновляться вегетативным путем. К этой группе примыкают виды, проявляющие тенденцию к натурализации; они также способны самовозобновляться на исследуемой территории, но в отличие от натурализовавшихся не образуют достаточно стабильных постоянно существующих популяций. Провести четкую грань между этими 2 группами не всегда возможно, поэтому они представлены общим списком; при этом вполне натурализовавшиеся виды отмечены знаком *. Эфемерофиты — виды, не способные к самовозобновлению на рассматриваемой территории. Виды с неопределенным статусом — растения, обнаруженные на исследуемой территории совсем недавно (чаще всего в течение последнего полевого сезона), поэтому возможность их натурализации пока не изучена. Дальнейшие наблюдения позволят отнести виды с неопределенным статусом к одной из предыдущих групп.

Названия видов даны в основном по сводке С. К. Черепанова (1995) и работе Н. Н. Цвелёва (2000). Все процитированные гербарные экземпляры хранятся в Гербарии им. П. Н. Крылова (TK), дублеты переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE). В случаях, где коллектором является автор статьи, фамилия при цитировании гербарного образца не указывается.

Натурализовавшиеся и проявляющие тенденцию к натурализации виды

Acer tataricum L. — Сев.-вост. окраина Томска, у забора детского сада. 07 IX 1997; там же, возле заброшенной железной дороги. 16 VI 2002; там же, 18 VIII 2005 (с плодами). Отдельные экземпляры (возрастом до 10 лет) и группы деревьев (до 20 экземпляров), выросшие путем самосева, отмечались в последние годы и в других частях г. Томска. Довольно широко выращиваемый в культуре на юге Западной Сибири вид, дичающий в некоторых районах — это отмечалось, например, для Алтайского края (Володина, 2003).

Aconogonon divaricatum (L.) Nakai ex Mori. — Южная окраина Томска, склон насыпи перед мостом через р. Томь. 03 IX 1998; там же, VII 2004 (небольшая группа особей); Томский р-н, 2 км на север от с. Новомихайловка, на склоне автодорожной насыпи. 09 VIII 2004; там же, VII 2005 (3 экз. на небольшом расстоянии друг от друга); г. Томск, окр. Академгородка, у метеоплощадки ИОА СО РАН. 30 VIII 2000. С. Н. Скороходов. Начиная с 1996 г. вид был неоднократно отмечен также на ж.-д. насыпях в окр. Томска (одиночные экземпляры или группы до 3 особей); однако на 2—3-й год после наблюдения растения исчезали, что связано, скорее всего, с обкашиванием травы вдоль железных дорог и применением гербицидов. В 2002 г. вид был отмечен также на насыпи автомобильной дороги возле с. Воронино Томского р-на. Естественный ареал вида охватывает Восточную Азию, северные и восточные районы Монголии, преимущественно южные районы Восточной Сибири (Флора Сибири, 1992). В качестве заносного растения встречается в Восточной Европе (Цвелёв, 1996, 2000). В Западной Сибири вид зарегистрирован в Омской (Буданова, 2003) и в Кемеровской областях (Эбель, 2004); отмечен также в Новосибирской обл. и в Республике Тыва.

Amaranthus blitum L. — Сев. окраина Томска, низовья р. Мал. Киргизка в районе ул. Мостовая, на свалке. 26 VII 2005 (цв.); там же, 10 IX 2005 (пл.). В Томске вид также изредка встречается как сорное растение на клумбах. В Сибири первые находки вида датированы концом XIX в. (с. Калтан нынешней Кемеровской обл., сборы П. Н. Крылова, TK); позднее его собирали в Алтайском крае, на юге Тюменской и Курганской областей (Флора Сибири, 1992; Эбель, 2001). Указание для Новосибирской обл. (Определитель..., 2000) ошибочно: единственный экземпляр (NS) относится к *A. blitoides* S. Wats.

Amelanchier spicata (Lam.) C. Koch. — Вост. окраина Томска, левобережье р. Ушайка, опушка леса между железной дорогой и дачными участками. 25 VI 1996 (два молодых деревца, одно из них с плодами); окр. Академгородка, сосновый лес вдоль железной дороги. 19 V 2001. Одиночные неплодоносящие экземпляры ирги неоднократно отмечались в лесных массивах в ближайших окрестностях Томска. Точное определение их видовой принадлежности не всегда возможно. Одичание ирги отмечено также в Алтайском крае (Володина, 2003).

Arctium lappa L. — В 4 км на сев.-вост. от Томска, возле пшеничного поля. 01 VIII 1999. А. и Т. Эбель (один крупный экз. среди зарослей *A. tomentosum*). Там же отмечен в 2000 и в 2004 гг. Также вид рос в 2000—2002 гг. в пределах городской черты: по ул. К. Маркса, возле забора (3—5 экз., которые впоследствии исчезли в результате реконструкции тротуара). Вид довольно широко распространен на юге Западной Сибири.

**Atriplex tatarica* L. — Томская обл., Томский р-н, между ст. Томск-Северный и ст. Копылово, ж.-д. насыпь. 05 VIII 1995; там же, 01 IX 1996; вост. окраина Томска, между ст. Томск-2 и о. п. 85 км. 18 IX 1996; Томский р-н, окр. ж.-д. ст. Лоскутово, на насыпи. 06 VII 1996; южная окраина г. Томска, на насыпи моста через р. Томь. 07 VII 1996; там же, 09 IX 2000. В последнем местонахождении вид образует заросли на протяжении около 30 м; эта популяция существует уже не менее 10 лет (1996—2005). На железнодорожных насыпях в окр. Томска вид обычно удерживается не более 3 лет, но периодически заносится снова. Этот умеренно галофильный полусорный вид относительно широко распространен на юге Западной Сибири, преимущественно в степной зоне (Крылов, 1930; Флора Сибири, 1992). В последние годы происходит его расселение на север и восток, о чем свидетельствуют также недавние находки в Кемеровской обл. (Эбель, 2004) и на юге Красноярского края, в том числе восточнее Енисея (Антипова, 2003).

**Calystegia subvolubilis* (Ledeb.) D. Don fil. — Томск, Октябрьский р-н, на пустыре между жилых домов. 02 IX 1997; Томск, парк «Университетская роща». 23 VI 1999. Сборы студентов; сев. окраина Томска, окр. пос. Сосновый Бор, долина р. Мал. Киргизка, ивняк. 07 VII 2005. Кроме того, вид был собран или отмечен во многих других местах г. Томска и его ближайших окрестностей. Здесь этот дичающий из культуры вид в настоящее время является более обычным, чем аборигенный *C. sepium* L. В 2004—2005 гг. заросли *C. subvolubilis* наблюдались в сев. окр. Томска (низовья р. Мал. Киргизка), в долинных зарослях кустарников. Способность вида внедряться в естественные (или по крайней мере полуестественные) местообитания позволяет отнести его к инвазивным растениям.

Centaurea jacea L. — Томская обл., Тегульдетский р-н, окр. Тегульдета. Пасека, у дороги. VII 1969. Амельченко, Терехина и др.; южная окраина Томска, Лагерный сад, на газоне. 14 VI 1995. А. Пяк, А. Эбель; в 2 км на сев.-вост. от г. Томска, на обочине дороги (неэксплуатируемая полоса автотрассы Томск—Кузовлево). 17 VII 2003. В последнем местонахождении вид обнаружен в 2002 г. (1 генер. экз.); в 2004—2005 гг. там была уже небольшая группа (около 10 цветущих особей). В 2004—2005 гг. отмечен еще в 2 местах на сев.-вост. окраине Томска: низовья р. Мал. Киргизка в районе ул. Мостовая, обочина дороги (1 крупный экз.); ул. Мичурина, вдоль железной дороги (небольшие заросли). В южных районах Западной Сибири вид активно расселяется по вторичным местообитаниям.

**C. pseudomaculosa* Dobrocz. — Томск, Лагерный сад, пустырь по крутому южному склону коренного берега р. Томи. 20 IX 1996; там же, 30 VI 2004. В указанном местонахождении в Томске впервые обнаружен в 1995 г., причем уже тогда он образовывал небольшие по площади заросли. По наблюдениям, проведенным в последующие годы, проявляет тенденцию к медленному расселению. В Сибири вид растет естественно, вероятно, лишь в наиболее юго-западных районах — Курганская и Омская области (Флора Сибири, 1997; Бекишева и др., 2003). Как заносное растение отмечен для Читинской обл. (Флора Сибири, 1997) и Алтайского края (Камелин и др., 2001). Имеются также сборы этого вида василька из Новосибирской и Кемеровской областей, для которых он ранее не был указан: «Новосибирская обл., Баганский р-н, окр. д. Савкино. У жилья. 20 VIII 1992. И. М. Красноборов. Д. Н. Шауло» (NS, как *C. adpressa* Ledeb.); «Сплав по Кие, пойменная часть. 14 VII 1994. Т. Невзоров, Г. Алябьева; Серта—Кия, остепненный луг. 24 VII 1994. Они же» (TK).

**Convallaria majalis* L. — Сев.-вост. окр. г. Томска, долина ручья — лев. притока р. Мал. Киргизка, сосново-березовый (с *Betula pubescens*) лес. 13 VII 2004. А. Л. и Т. В. Эбель. Вид был представлен здесь небольшой зарослью — пятном около 5 м в диам. Никаких следов бывших садовых участков в этом лесном массиве не обнаружено, а до ближайших — не менее 1 км; возможно, семена были занесены птицами. В Томске и его ближайших окрестностях ландыш также встречается на месте заброшенных садовых участков, являясь типичным «реликтом культуры».

Galinsoga ciliata (Raf.) Blake. — Окр. Томска, р-н Степановки, у дороги, VIII 2001, IX 2002. В. П. Амельченко; Томск, парк «Университетская роща», в бурьянных зарослях. 16 VI 2003; там же. 06 VIII 2004. В августе 2003 г. несколько цветущих особей отмечено также возле Томского эколого-биологического центра (а в теплицах самого «центра» этот вид галинсоги — обычное сорное растение), в 2004 г. — на цветочных клумбах и возле жилых домов на нескольких улицах в центральной части г. Томска. Ситуация с натурализацией вида не вполне ясна. В Университетской роще растение было представлено весьма малочисленной популяцией (не более 10 особей), и на 3-й год наблюдений выпало (возможно, из-за затенения разросшимися высокорослыми растениями). На улицах города вид присутствует в одних и тех же местах не ежегодно. По-видимому, одним из источников заноса является высаживаемая из теплиц рассада цветочных культур (точнее, почва, засоренная семенами галинсоги). Другой вид этого рода (*G. parviflora* Cav.) был отмечен в Омске, Барнауле, Новосибирске, Томске, Красноярске, в нескольких городах Кемеровской обл. (Мульдияров и др., 1996; Флора Сибири, 1997; Определитель..., 2001; Антипова, 2003; Бекишева и др., 2003). В специальных работах, посвященных расселению и изменчивости *G. ciliata* и *G. parviflora* (Виноградова, 2002, 2003), для Сибири эти виды не указаны. Вероятно, *G. ciliata* встречается и в других сибирских городах.

**Impatiens parviflora* DC. — Сев. окраина Томска, долина р. Мал. Киргизка в районе ул. Мостовая, на свалке. 30 VII 2004; там же, 26 VII 2005; там же, 10 IX 2005. В 2004 г. отмечено около 10 цветущих и плодоносящих особей. В июле—августе 2005 г. — около 15 экз. в том же самом месте, а также более десятка цветущих и плодоносящих особей в 200—300 м ниже по течению реки, на месте другой, также заброшенной, свалки. Вид центральноазиатского происхождения, во вторичном (антропогенном) ареале широко расселившийся в Европе, на российском Дальнем Востоке, а также занесенный в Сев. Америку (Марков и др., 1997). В Сибири ранее было отмечено по одному местонахождению в Алтайском крае и Республике Алтай (Флора Сибири, 1996). Имеются также неопубликованные сведения о местонахождениях в Новосибирской обл. — в окр. Новосибирского Академгородка и на Салаирском кряже.

Inula helenium L. — Вост. окраина Томска, окр. пос. Хромовка, долина ручья Ларинка, высокотравный луг. 01 VIII 2004; сев. окраина Томска, окр. пос. Сосновый бор, возле небольшой свалки на опушке соснового леса. 10 IX 2005. Довольно популярное среди томских садоводов-любителей декоративное и лекарственное растение. Встречается также на заброшенных садовых участках, в дачных поселках возле заборов и тропинок.

**Lotus ucrainicus* Klok. — Томск, окр. пос. Хромовка, на ж.-д. насыпи. 23 VI 1996 (один крупный экземпляр); там же, возле железной дороги на опушке березового леска. 05 VII 1996 (заросли); там же, суходольный луг возле железной дороги. 29 VI 2000; там же, 28 VI 2004; сев. окраина Томска, низовья р. Мал. Киргизка в районе ул. Мостовая, обочина дороги. 26 VII 2005. Ранее вид был известен из наиболее западных районов Сибири — Курганская, Омская и Тюменская области (Флора Сибири, 1994), где является, вероятно, естественным компонентом флоры (Бекишева, 2005). Несколько позже вид найден в Алтайском крае (Силантьева, Усик, 1999) уже как заносное растение; указан также для юга Красноярского края (Антипов, 2003).

Mentha gracilis Sole. — Сев.-вост. окр. Томска, долина р. Мал. Киргизка, пустырь возле заброшенного садового участка. 02 X 2004 (около 10 генеративных особей). Там же вид отмечен и в 2005 г. Встречается также на других заброшенных садовых участках.

Oenothera rubricaulis Klebahn. — Сев. окраина Томска, ж.-д. ветка в грузовой речной порт, на насыпи. 03 VIII 2004; Томск, ул. Мостовая, на свалке. 14 VIII 2004; там же, 26 VII 2005; там же, 10 IX 2005. Оба местонахождения расположены в промзоне и территориально весьма близки друг к другу (около 1 км). На свалке вид представлен большим количеством как генеративных, так и вегетативных (первого года жизни) особей. Для Сибири указывались единичные местонахождения в южных районах Тюменской, Кемеровской областей, Красноярского края, а также на южном побережье Байкала (Флора Сибири, 1996, 2003; Определитель..., 2001).

Panicum ruderale (Kitag.) Tzvel. — Вост. окраина Томска, окр. пос. Хромовка, ж.-д. насыпь. 28 VI 1996; сев. окраина Томска, ул. Мостовая, обочина дороги. 30 VIII 2004; там же, 10 IX 2005. В районе ул. Мостовая сорное просо является довольно обычным придорожным растением. Вид неоднократно отмечен также на ж.-д. насыпях и в других местах г. Томска и его окрестностей. Близкий вид — культурное просо (*P. miliaceum* L.) встречается здесь довольно редко и не проявляет тенденции к одичанию.

**Rumex patientia* L. — Сев.-вост. окраина г. Томска, ул. Мичурина, между проезжей частью улицы и железной дорогой. 06 X 2004 (около 30 экз.); Томск, ул. Мичурина, бурьян возле дороги. 13 VII 2005. В первом местонахождении вид был отмечен и в 2005 г., причем он оказался довольно устойчив к ежегодному обкашиванию травы вдоль дороги: в оба вегетационных сезона наблюдалось повторное цветение вновь отросших в конце лета побегов. В Сибири ранее вид был известен лишь из Алтайского края (Эбель, Эбель, 2005), но есть также сбор из Иркутской обл.: «Южное побережье Байкала, р. Утулик, ст. Ореховая Падь, в лесном поясе, на луговом склоне. 17 VIII 1974. А. Киселева. № 2232» (NSK, под названием *R. confertus* Willd., опр. Л. Кашина в 1989 г.).

**Saponaria officinalis* L. — Томская обл., Томский р-н, между г. Томском и с. Черная Речка, левобережье р. Томи, обочина дороги. 18 VII 2003. С 1995 г. отдельные экземпляры мыльнянки неоднократно были отмечены в г. Томске — на пустырях, ж.-д. насыпях, по обочинам автомобильных дорог. Возле заброшенных садовых участков иногда встречается махровая форма этого дичающего из культуры вида. В 2004—2005 гг. мыльнянка отмечена в низовьях р. Мал. Киргизка — здесь вид обилен по обочинам дорог и в долинных зарослях кустарников.

Senecio viscosus L. — Окр. г. Томска, между ж.-д. путями на товарной станции. 05 VIII 1995. А. Пяк, А. Эбель, Н. Рудая; ст. Томск-2, между путями, 03 VII 1996; там же, VIII 2004; сев.-вост. окр. Томска, обочина дороги. 14 VIII 2004; долина р. Мал. Киргизка в районе ул. Мостовая, на старой свалке. 26 VII 2005; в 2—3 км на север от ст. Томск-2, по ж.-д. насыпи и между путями. 19 VIII 2005; сев. окраина Томска, р-н «Черемошники», ж.-д. ветка на грузовой речной порт, на старом (неэксплуатируемом) полотне. 25 VIII 2005. Все местонахождения расположены на относительно небольшой площади в северной части города и его ближайших окрестностей. Вид был отмечен в ряде районов Западной Сибири — Алтайском крае (Игнатов, Игнатова, 1982), Курганской обл., на юге Тюменской обл. (Флора Сибири, 1997, 2003), в Кемеровской обл. (Определитель..., 2001); восточнее — на юге Приенисейской Сибири: в Красноярске (Флора Сибири, 1997) и в Хакасии (Курбатский, 2005), а также в Прибайкалье на территории Бурятии и Иркутской обл. (Иванова, 2003).

Setaria pumila (Poir.) Schult. — Томская обл., Томский р-н, между селами Батурино и Вершинино, обочина дороги. 12 VII 2004; юго-зап. окр. Томска, левобережная пойма р. Томь, по краю поля. 14 VII 2004; сев. окраина Томска, окр. пос. Сосновый бор, долина р. Мал. Киргизка, обочина проселочной дороги возле картофельных полей. 30 VII 2004; Томский р-н, окр. с. Новомихайловка, обочина дороги. 05 VIII 2004; Томский р-н, сев.-зап. окр. с. Киргизка, по краю пшеничного поля. 27 VIII 2004; вост. окраина Томска, 81-й км ж.-д. ветки Тайга—Белый Яр, на насыпи. 23 VIII 2005. Как видно из приведенных местонахождений, вид довольно обычен в г. Томске и его окрестностях. Собранные в конце августа растения имели вполне зрелые плоды, что говорит о возможности дальнейшего расселения вида на территории области. В Сибири вид распространен преимущественно в степных и лесостепных районах.

Setatia weinmannii Roem. et Schult. — Окр. г. Томска, близ Тимирязевского совхоза, поля. 22 VIII 1935. З. Степанова и Лондаренко (как *S. viridis* (L.) Beauv.); окр. Томска, вблизи Академгородка, ж.-д. насыпь, 06 VIII 2004; там же, 13 VIII 2005; Томский р-н, окр. с. Киргизка, по краю пшеничного поля. 09 VIII 2004. Вид отмечен также в черте города, на его сев.-вост. окраине, на пустыре (2004—2005 гг.). Этот таксон из родства *S. viridis* далеко не все систематики признают в ранге вида. Насколько позволяют судить просмотренные материалы (LE, TK, NS), а также полевые наблюдения в разных районах Южной Сибири, *S. weinmanii* встречается в Сибири гораздо реже, чем *Setaria viridis* s. str.

**Solidago canadensis* L. — Вост. окр. Томска, на ж.-д. насыпи, 03 IX 1997; сев.-вост. окраина Томска, обочина дороги (неэксплуатируемая полоса автотрассы). 14 VIII 2005; сев. окраина Томска, долина р. Мал. Киргизка в районе ул. Мостовая, на старой («заброшенной») свалке. 25 VIII 2005. Широко распространенный в культуре вид, проявляющий тенденцию к одичанию. В Томске нередко встречается в частном секторе — возле заборов, свалок и т. п. Обычен на старых кладбищах, где иногда вырастает и за пределами мест посадок.

**Symphytum officinale* L. — Сев.-вост. окр. Томска, долина р. Мал. Киргизка, пустырь возле заброшенного садового участка. 03 VI 2001. Там же вид отмечен в 2004—2005 гг. (около 15 генеративных и 10 вегетативных особей). В Сибири было известно несколько местонахождений в южных районах (Флора Сибири, 1997; Антипова, 2003). У нас это явно «беглец из культуры».

Thladiantha dubia Bunge. — Сев.-вост. окр. г. Томска, водораздел рек Бол. Киргизка и Мал. Киргизка, бурьянные заросли вдоль неэксплуатируемой полосы автотрассы. 10 VIII 2004; там же, 09 VIII 2005. Вид относительно широко выращивается в культуре на юге Сибири, иногда дичает (Игнатов, Игнатова, 1982; Флора Сибири, 1997; Зарубин и др., 2001). С. 1940-х годов тладианта выращивается в культуре в Сибирском ботаническом саду г. Томска (Гудошников, 1965), поэтому весьма вероятно ее одичание и в других районах области. В культуре обычно выращиваются особи одного пола, однако одичавшие популяции способны длительное время возобновляться вегетативно. Одна из таких популяций, обнаруженных нами в Северном Алтае (Эбель, 2001) и наблюдавшаяся около 10 лет, состоит исключительно из женских особей. В указанном выше местонахождении в окр. Томска растение представлено мужским экземпляром. Поблизости (около 20 м) ранее (вероятно, до прокладки дороги в 1980-е годы) был садовый участок, о чем свидетельствуют растущие там до сих пор несколько кустов сирени, экземпляры мыльнянки с махровыми цветками и некоторые другие «культурные» растения.

Эфемерофиты

Bromus mollis L. — Южная окраина Томска, Лагерный сад, пустырь. 16 VI 1995. А. Пяк, А. Эбель; сев.-вост. окраина Томска, ул. Беринга, между проезжей частью и тротуаром. 15 VI 2000. А. и Т. Эбель. В Сибири известны единичные местонахождения этого вида в Хакасии, на севере Красноярского края, в Алтайском крае, Республике Алтай, Кемеровской обл. (Флора Сибири, 1990, 2003; Определитель..., 2001). В Томске *B. mollis* не проявляет тенденции к натурализации, а вот другой вид рода (*B. squarrosus* L.) к настоящему времени стал здесь довольно обычным рудеральным растением.

Cyclachaena xanthiifolia (Nutt.) Fresen. — Сев.-вост. окраина Томска, ул. Мичурина, между проезжей частью и железной дорогой. 02 VII 2001. В июле—августе 2004 г. отмечен также возле Лагерного сада на обочине дороги и в районе пос. Хромовка, на ж.-д. насыпи. Во всех случаях вид был представлен одним вегетативным экземпляром. В связи с «короткодневностью» циклахены ее натурализация даже на крайнем юге Томской обл. маловероятна. В последние годы вид довольно быстро расселяется в Алтайском крае; недавно зарегистрирован также в Новосибирской обл. (Ломоносова, Зыкова, 2003).

Digitaria ischaemum (Schreb.) Muehl. — Окр. Томска, левый берег р. Томь в 500 м ниже моста, песчано-галечная отмель. 03 IX 1998. А. и Т. Эбель (3 экз.). Вероятно, вид не проявляет тенденции к натурализации и в более южных районах Западной Сибири. В сибирских гербариях (TK, NS) имеются лишь старые сборы с Северного Алтая, а в Гербарии БИН РАН — сборы конца XIX в. с юга Приенисейской Сибири. В 1994 г. вид был собран нами в предгорьях Северного Алтая; при повторном обследовании того же местообитания не обнаружен.

Reseda lutea L. — Вост. окр. Томска, на песчаной ж.-д. насыпи между о. п. 85-й км и пересечением с дорогой в Академгородок. 24 VI 1997 (один крупный экземпляр с цветками и незрелыми плодами). В 1999—2000 гг. вид на том же самом месте не обнаружен. Вид собирали также на юге Иркутской обл.: «Южное побережье Байкала, р. Утулик, г. Байкальск, в лесном поясе на ж.-д. насыпи. 20 VIII 1974. А. Киселева» (NSK).

Xanthium albinum (Widd.) H. Scholz. — Сев. окраина Томска, ул. Мостовая, обочина дороги. 10 IX 2005. Обнаружен 1 экземпляр, который зацвел лишь в начале сентября — намного позднее, чем другой вид рода (*X. strumarium* L.), растущий здесь же в количестве около 10 экз. (рассеянно по 1—2 экз. вдоль дороги на протяжении 1—1.5 км; в октябре — со зрелыми плодами). В Сибири *X. albinum* был отмечен в Алтайском крае, на юге Тюменской обл. (Эбель, 2003) и в Новосибирской обл. (Красноборов, Вибе, 2003).

Виды с неопределенным статусом

Amaranthus paniculatus L. — Сев. окраина Томска, низовья р. Мал. Киргизка в районе ул. Мостовая, на свалке. 10 IX 2005. Обнаружено около 30 цветущих экземпляров. В южных районах Сибири вид довольно часто выращивается как декоративное растение, изредка дичает.

A. powellii S. Wats. — Окр. ст. Томск-Северный, ж.-д. насыпь. 18 VIII 2005. Вид был представлен группой из 30—35 плодоносящих растений. Также на 6-километровом участке ж.-д. ветки Томск—Белый Яр (между станциями Томск-2 и Копылово) обнаружено несколько одиночных цветущих особей. Для Сибири вид ранее не был отмечен.

Ambrosia artemisifolia L. — Сев. окраина Томска, ул. Мостовая, обочина дороги. 10 VIII 2005; там же, 10 IX 2005; там же, 21 X 2005; Томский р-н, 96-й км ж.-д. ветки Тайга—Белый Яр, на насыпи. 13 IX 2005. Впервые вегетативные экземпляры этого карантинного сорняка были обнаружены в Томске в июле 2005 г. Дальнейшие наблюдения показали, что имеется 2 основных очага заноса. В промзоне по ул. Мостовая (где расположены также различные складские помещения, а дорога соединяет город с грузовым речпортом) на протяжении 1—1.5 км отмечено около 15 особей. На участке железной дороги (в основном между станциями Томск-Северный и Копылово) — около 10 экз. Поскольку амброзия — короткодневное растение, в условиях Томска она зацвела лишь в начале сентября. Но так как осень 2005 г. была в Томске очень теплой и продолжительной, в конце октября большинство особей амброзии было с вполне развитыми плодами. Поэтому возможность самовозобновления вида на исследованной территории не исключена. В Сибири этот вид амброзии отмечали в Курганской обл., Алтайском крае, Новосибирской, Иркутской областях (Флора Сибири, 1996, 2003; Мишина, Терехина, 2003).

Amethystea caerulea L. — Томский р-н, 97-й км ж.-д. ветки Тайга—Белый Яр, на насыпи. 01 IX 2005 (1 крупный экз.). Вид относится к «специфическим сорнякам Сибири» (Голубинцева, 1936). Широко распространен, в частности, в Русском Алтае и Хакасии. Ближайшее местонахождение — в окр. Новосибирска (Флора Сибири, 1997).

Persicaria maculosa S. F. Gray (*P. maculata* (Rafin.) S. F. Gray). — 96-й км ж.-д. ветки Тайга—Белый Яр, на насыпи. 18 VIII 2005. До недавнего времени в Сибири были известны единичные местонахождения на юго-западе Иркутской обл. (Флора Сибири, 1992). Позднее вид обнаружен и на юге Западной Сибири, где проявляет гемерофильные свойства (Эбель, 2001); вероятно, в настоящее время находится в стадии расселения.

Setaria faberi Herrm. — Томский р-н, 97-й км ж.-д. ветки Тайга—Белый Яр (окр. ст. Копылово), насыпь. 18 VIII 2005. Вид образовывал небольшие заросли (около 15—20 экз.). Отмечено также несколько одиночных экземпляров на этом же участке железной дороги, между станциями Томск-2 и Копылово. Этот восточно-азиатский вид в Сибири обнаружен впервые в 1995 г. на Алтае, где уже известно около 10 местонахождений (Пяк и др., 2000; Пяк, Эбель, 2001; Эбель, 2001; Силантьева и др., 2003; Эбель, Эбель, 2005).

Новые местонахождения редких видов

Arrenatherum elatius (L.) et C. Presl. — Сев.-вост. окраина Томска, окр. ст. Томск-2, на ж.-д. насыпи; там же, лужайка между железной дорогой и жилыми домами. 28 VI 2004. Вид не был включен во «Флору Сибири», хотя указывался для южных окр. Томска еще в дополнительном томе «Флоры Западной Сибири» (Сергиевская, 1961), а позднее как нередкое растение для Курганской обл. (Федотова, 1988). Поскольку из Томской обл. растение было известно по одному сбору 1946 г., вид считался исчезнувшим на этой территории (Пяк, 1994).

Galeopsis ladanum L. — Томская обл., Томский р-н, 96-й км ж.-д. ветки Тайга—Белый Яр, насыпь. 18 VIII 2005; Томск, 2.5 км на север от ст. Томск-2, на щебне между ж.-д. путями. 25 VIII 2005 г. Этот вид, в общем-то нередкий в южных районах Сибири, на территории области ранее был известен лишь в 2 местонахождениях на левобережье Оби, но недавно был указан и для Томска как редкий вид (Пяк, Мерзлякова, 2000).

Nepeta cataria L. — Сев.-вост. окр. г. Томска, долина р. Мал. Киргизка в районе ул. Мостовая, на старой свалке. 30 VII 2004; там же, 26 VII 2005. В 2004 г. отдельные экземпляры вида были отмечены также в центральной («исторической») части города, возле заборов частных домов. В области известно 2 местонахождения, причем для Томска вид лишь недавно указан как очень редкий эфемерофит (Пяк, Мерзлякова, 2000).

Silene noctiflora L. — Томский р-н, 95-й км ж.-д. ветки Тайга—Белый Яр, насыпь. 22 VIII 2005. Во «Флоре Сибири» (1993) для области этот преимущественно сегетальный сорняк не указан, но приводится в других работах (Вылцан, 1994; Пяк, 1994).

Tripolium vulgare Nees. — Томская обл., Александровский р-н, Оленье нефтяное месторождение, на краю старого амбара, на песке, загрязненном сеноманскими водами. 08 VIII 1996. Е. Лапшина; там же, окр. пос. Пионерный, Первомайское нефтяное месторождение, отсыпанная песком площадка буровой. 11 VIII 1996. Е. Лапшина; сев.-вост. окр. Томска, золоотвал ГРЭС-2, заросли маревых на сырой песчаной отмели. 03 IX 2003; там же, VIII 2004; сев. окраина Томска, низовья р. Мал. Киргизка в районе ул. Мостовая, на свалке, сырой песчаный участок. 10 IX 2005. Этот умеренно галофильный вид уже был отмечен для севера Томской обл., где он даже считается индикатором техногенного засоления на нефтяных месторождениях (Лапшина, Блойтен, 1999). Конкретные местонахождения для области указываются впервые.

Typha laxmannii Lepech. — Томская обл., Томский р-н, окр. с. Кудрово (нежилое), берег оз. Кудровское («Карьерное»). 05 VII 2005; сев.-вост. окр. Томска, Иркутский тракт, сырое мезопонижение возле дороги. 19 VII 2005. Информация о произрастании *T. laxmannii* в Томской обл., приведенная во «Флоре Сибири» (1988), ошибочна и относится к другому виду — *T. angustifolia* L. (о чем свидетельствует отсутствие указания в тексте последнего вида для области и анализ карт распространения обоих видов). Для области *T. laxmannii* как новый адвентивный вид уже был указан (Пяк, 1994). Вид также отмечен на нефтяных месторождениях севера Томской обл., где он, как и *Tripolium vulgare*, считается индикатором техногенного засоления (Лапшина, Блойтен, 1999). В обоих случаях конкретные местонахождения не были указаны.

Vicia angustifolia L. — Южная окраина Томска, Лагерный сад, пустырь. 30 VI 2004. Ранее в области было известно одно местонахождение вида в Анисимовском р-н (Флора Сибири, 1994).

Благодарности

Автор выражает признательность коллегам А. И. Пяку, Т. В. Эбель, принимавшим участие в сборе гербария, а также предоставившим свои материалы Е. Д. Лапшиной, Т. Невзорову. Отдельная благодарность — магистранту кафедры ботаники Томского государственного университета И. В. Филиппову, сообщившему сведения о распространении *Impatiens parviflora* в Новосибирской обл.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Амельченко В. П. Новые находки сосудистых растений в Томской области // Сист. зам. Герб. Томск. ун-та. 2000. Вып. 91. С. 12—13.

Антипова Е. М. Флора северных лесостепей Средней Сибири: Конспект. Красноярск, 2003. 464 с.

Бекишева И. В. Лядвенец украинский // Красная книга Омской области. Омск, 2005. С. 331.

Бекишева И. В., Свириденко Б. Ф., Зарипов Р. Г. и др. Флористические находки в Омской области // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 4. С. 146—150.

Буданова М. Г. Флора сосудистых растений города Омска: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2003. 20 с.

Виноградова Ю. К. Формирование вторичного ареала и внутривидовая изменчивость галинзоги мелкоцветковой (*Galinsoga parviflora* Cav.) // Бюл. ГБС. 2002. Вып. 184. С. 24—32.

Виноградова Ю. К. Внутривидовая изменчивость галинзоги волосистой (*Galinsoga ciliata*) // Бюл. ГБС. 2003. Вып. 185. С. 63—69.

Володина Е. Б. Беглецы культуры в составе адвентивной флоры Алтайского края // Ботанические исследования в Азиатской России: Матер. XI съезда Русск. ботан. о-ва (18—22 августа 2003 г., Новосибирск—Барнаул). Т. 1. Барнаул, 2003. С. 332—333.

Выцлан Н. Ф. Определитель растений Томской области. Томск, 1994. 301 с.

Голубинцева В. П. Специфические сорняки Сибири // Тр. Биологич. науч.-иссл. ин-та. Т. 2. Томск, 1936. С. 170—228.

Гудошников С. В. Стойкие пришельцы // Бюл. Сибирского бот. сада. Вып. 6. Томск, 1965. С. 27—31.

Зарубин А. М., Чепинога В. В., Шумкин П. В. и др. Новые и редкие адвентивные растения в Иркутской области // Turczaninowia , 2001. Т. 4. № 4. С. 27—34.

Иванова М. М. Флористические находки на Байкале и в Прибайкалье // Turczaninowia, 2003. Т. 6. № 2. С. 51—78.

Игнатов М. С., Игнатова Е. А. Новости адвентивной флоры Барнаула и его окрестностей (Алтайский край) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 10. С. 1421—1424.

Камелин Р. В., Шмаков А. И., Смирнов С. В. и др. Дополнения к флоре Алтая // Turczaninowia, 2001. Т. 4. № 4. С. 79—85.

Красноборов И. М., Вибе Е. И. Новинки во флоре Новосибирской области // Turczaninowia, 2003. Т. 6. № 2. С. 92—96.

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1930. Вып. 4. С. 719—979.

Курбатский В. И. Дополнения к флоре Республики Хакасия // Сист. зам. Герб. Томск. ун-та. 2005. Вып. 95. С. 34—36.

Лапшина Е. Д., Блойтен В. Типы нарушений и естественное восстановление растительности олиготрофных болот на нефтяных месторождениях Томской области // Krylovia. 1999. Т. 1. № 1. С. 129—140.

Ломоносова М. Н., Зыкова Е. Ю. Флористические находки в городе Новосибирске // Turczaninowia, 2003. Т. 6. № 1. С. 63—66.

Марков М. В., Уланова Н. Г., Чубатова Н. В. Род Недотрога // Биологическая флора Московской области. М., 1997. Вып. 13. С. 128—168.

Мерзлякова И. Е. Итоги изучения флоры города Томска // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы. Матер. V рабоч. совещ. по сравнит. флористике. Ижевск, 1998. СПб., 2000. С. 312—317.

Мишина И. А., Терехина Т. А. О поведении некоторых видов адвентивных растений в Алтайском крае // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: Матер. науч. конф. / Под ред. В. С. Новикова и А. В. Щербакова. М.; Тула, 2003. С. 70—71.

Мульдияров Е. Я., Пяк А. И., Эбель А. Л. Новые для флоры Томской области виды мохообразных и сосудистых растений // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 5. С. 90—93.

Олонова М. В. Новые местонахождения *Poa compressa* L. на территории Сибири // Сист. зам. Герб. Томск. ун-та. 2003. Вып. 93. С. 11.

Определитель растений Кемеровской области / Отв. ред. И. М. Красноборов. Новосибирск, 2001. 477 с.

Определитель растений Новосибирской области / Под ред. И. М. Красноборова. Новосибирск, 2000. 492 с.

Пяк А. И. Адвентивные растения Томской области // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 11. С. 45—51.

Пяк А. И., Мерзлякова И. Е. Сосудистые растения города Томска: Учебное пособие. Томск, 2000. 80 с.

Пяк А. И., Эбель А. Л., Эбель Т. В. Новые и редкие виды растений во флоре Алтайского края и Республики Алтай // Krylovia (Сибирский ботанический журнал). 2000. Т. 12. № 1. С. 67—72.

Пяк А. И., Эбель А. Л. Материалы к флоре Алтая // Turczaninowia, 2001. Т. 4. Вып. 1—2. С. 86—94.

Сергиевская Л. П. Флора Западной Сибири. Томск, 1961—1964. Т. 12. Ч. 1, 2. С. 3071—3550.

Силантьева М. М., Усик Н. А. Дополнение к флоре Алтайского края // Turczaninowia, 1999. Т. 2. Вып. 1. С. 27—30.

Силантьева М. М., Эбель А. Л., Эбель Т. В. Флористические находки в Алтайском районе Алтайского края // Turczaninowia, 2003. Т. 6. № 2. С. 42—50.

Федотова К. П. Флора Курганской области. Курган, 1988. 111 с.

Флора Сибири / Под ред. Л. И. Малышева. Новосибирск, 1987—2003. Т. 1—14.

Цвелёв Н. Н. Сем. 56. *Polygonaceae* Juss. — Гречиховые // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 98—157.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Эбель А. Л. Новые данные о распространении крестоцветных (*Brassicaceae*) на юге Сибири // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 12. С. 100—104.

Эбель А. Л. Адвентивная флора Алтайского района (Алтайский край) // Ботанические исследования Сибири и Казахстана: Сб. науч. тр. / Под ред. А. Н. Куприянова. Барнаул, 2001. Вып. 7. С. 112—124.

Эбель А. Л. О распространении некоторых эукенофитов на юге Сибири // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: Матер. науч. конф. / Под ред. В. С. Новикова и А. В. Щербакова. М.; Тула, 2003. С. 128—130.

Эбель А. Л. Флористические находки в Кемеровской области // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. 2004. Вып. 10. С. 123—125.

Эбель А. Л., Эбель Т. В. О некоторых новых и редких видах флоры Алтайского края // Ботанические исследования Сибири и Казахстана: Сборник научных трудов / Под ред. А. Н. Куприянова. Кемерово, 2005. Вып. 11. С. 93—97.

SUMMARY

The data on distribution of 43 adventive (non-native) species in the Tomsl Region are given: among them 25 are new naturalized species for the region, 11 are new non-naturalized, and 7 are rare species in the region. For the most of the new species, general information on their distribution through Siberia is given. The xenophytes *Amaranthus powellii* and *Galinsoga ciliata* are recorded for the first time for Siberia.

УДК 581.9 (571.54) Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 5

© Т. Г. Бойков, А. В. Суткин

НАХОДКИ РЕДКИХ РАСТЕНИЙ В ЗАПАДНОМ ЗАБАЙКАЛЬЕ (РЕСПУБЛИКА БУРЯТИЯ)

T. G. BOIKOV, A. V. SUTKIN. RECORDS OF RARE PLANTS IN THE WESTERN TRANSBAICALIA (REPUBLIC OF BURYATIA)

Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН
670047 Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6
Факс (3012) 43-30-34
E-mail: boikov@biol.bsc.buryatia.ru, sutkin _a@mail.ru

Поступила 26.12.2005
Окончательный вариант получен 23.11.2006

Приведены сведения о новых местонахождениях 14 редких видов сосудистых растений в Западном Забайкалье. Дана краткая характеристика их распространения и местообитаний.

Ключевые слова: редкие виды, Красная книга, Республика Бурятия, Западное Забайкалье.

Флора Республики Бурятия включает 2161 вид сосудистых растений (Определитель..., 2001), 156 из которых редкие и нуждаются в охране, 56 из них (36 %) включены в Красную книгу РСФСР.

Несмотря на то что территорию Республики Бурятия исследовали многие путешественники и ботаники, начиная с XVII в. отдельные районы ее, в особенности северные и горные, исследованы недостаточно и вследствие этого до сих пор отмечаются находки редких растений.

Работа над созданием региональной Красной книги Республики Бурятия позволила интенсифицировать научные исследования по инвентаризации редких растений в регионе. Более чем за 20-летний период нами получены новые материалы о местонахождении и распространении по территории 46 редких видов растений. Ниже приводится список некоторых из них. Таксоны в списке расположены по алфавиту. Их названия приведены по С. К. Черепанову (1995).

Menispermum dahuricum DC. Единственная в арборифлоре Сибири восточноазиатская двудомная, полукустарниковая лиана. Единичные популяции были известны вблизи сел Кома в Прибайкальском, Усть-Киран в Кяхтинском, Харацай в Закаменском, Верхний Мангиртуй в Бичурском районах (Пешкова, 1972, 1979в; Коропачинский, 1983). В гербарии UUH хранятся образцы, собранные в последние годы из окр. сел Хамней Закаменского р-на Бурятии. Мы обнаружили 2 популяции этого вида в Бичурском (окр. с. Бичура VIII 2003, Швецова, Бойков) и Мухоршибирском (окр. с. Старый Заган VIII 1999, Бойков) районах (рис. 1, *1*, *1a*). Несколько ранее Т. А. Асеева обследовала также 2 популяции в окр. сел Верхний Мангиртуй и Подлопатки (Красная..., 2002).

Nymphaea tetragona Georgi. Редкий для Бурятии и сопредельных территорий вид с сокращающейся численностью. Известен преимущественно из прибрежной зоны оз. Байкал, приустьевой части рек, впадающих в озеро, их низовий. Нами обнаружен в мелководном озере в окр. пос. Танхой (18 VII 1983, Бойков) в Кабанском, в окр. сел Усть-Джилинда, Россошино, долины р. Ципикан (оз. Калач) в Баунтовском, в устье р. Кичера (31 VII 2005, Бойков, Сэкулич) в Северобайкальском, в дельте р. Селенга (25 VIII 2003, Бойков) в Кабанском районах и в Еравнинских озерах (Осипов, 2005) (рис. 2, *2*, *2a*).

Melica virgata Turcz. ex Trin. Редкий маньчжурский вид, был известен ранее на каменистых склонах отрогов хребтов, обращенных к р. Джида вблизи сел Ми-

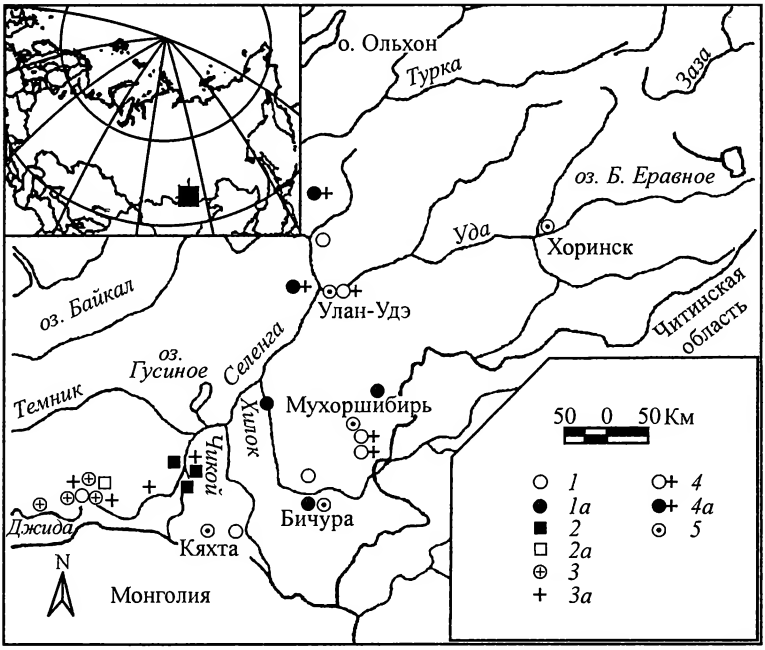


Рис. 1. Местонахождения редких растений *Menispermum dahuricum* DC. (*1*), *Stenosolenium saxatile* (Pall.) Turcz. (*2*), *Melica virgata* Turcz. ex Trin. (*3*), *Stipa pennata* L. (*4*) в Западном Забайкалье.

1—*4* — известные, *1а*—*4а* — новые местонахождения, *5* — населенные пункты.

хайловка, Харацай Закаменского и Нарын, Армак Джидинского районов (Сергиевская, 1969). Нами обнаружен в горной степи роще *Ulmus pumila* на хр. Боргойский в 3—4 км на север от с. Дырестуй (19 VIII 1983, Подгорная, Бойков), в отрогах хр. Малый Хамар-Дабан вблизи с. Верхний Торей (Джидинский р-н), где этот редкий вид доминирует в травяном подъярусе (10 VIII 1992, Бойков), на скальных обнажениях в злаково-разнотравной горной степи в 3 км на запад от с. Харацай (9 VIII 1992, Бойков), на горе Черной в хр. Хангидай (5 VIII 2004, Бойков) (рис. 1, *3*, *3а*).

Paeonia anomala L. Евросибирский вид, на восточной границе ареала обитает в долинах рек Иркут в Тункинском и Джида в Закаменском районах (Пешкова, 1972, 1979б; Фризен, 1993). Нами обнаружена в Закаменском р-не (1—10 VIII 1992, Бойков) в окр. сел Санага, Енгорбой, Шара-Азарга, Дутулур, Хамней, Харацай, Улекчин, Усть-Бургултай, на северо-восточной границе ареала — у подножия горы Бурин-Хан на хр. Мал. Хамар-Дабан (22 VI 1987, Харитонов, Бойков), в сосняках разнотравных в долине р. Ехэ-Ухгунь по дороге на перевал к Шумакским термальным источникам (17 VII 1991, Бойков) (рис. 3, *1*, *1а*).

Polystichum lonchitis (L.) Roth. Вид был известен на хр. Хамар-Дабан в окр. Снежинского оз. (Федченко, 1929), в верховьях р. Снежная, в окр. пос. Танхой, в нескольких точках на хр. Баргузинский и п-ове Святой Нос (Сергиевская, 1966), а также по сборам Л. И. Малышева (13 VIII 1983) на хр. Тункинские гольцы (Восточный Саян) и хр. Баргузинский (10 VIII 1985, Федорова) (образцы в NSK). Нами обнаружен на хр. Хамар-Дабан у верхней границы лесного пояса (верховье р. Мишиха) на каменистой россыпи (16 VIII 1983, Бойков) (рис. 2, *3*, *3а*).

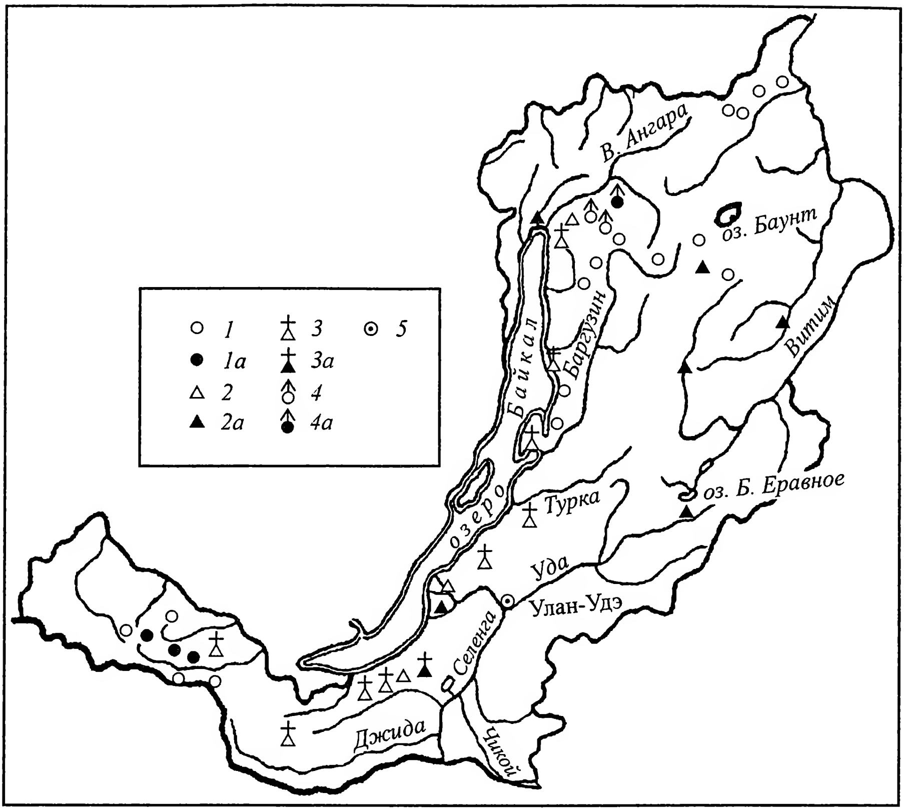


Рис. 2. Местонахождения редких растений *Rhododendron adamsii* Rehd. (*1*), *Nymphaea tetragona* Georgi (*2*), *Polystichum lonchitis* (L.) Roth. (*3*), *Lythrum intermedium* Ledeb. (*4*) в Западном Забайкалье.

1—*4* — известные, *1а*—*4а* — новые местонахождения, *5* — населенные пункты.

Primula pallasii Lehm. Вид указывался для альпийских и субальпийских лугов и луговых склонов верхней границы леса в единственном месте в Байкальской Сибири на северном макросклоне хр. Хамар-Дабан (Иванова, 1979в; Ковтонюк, 1997). Нами растения собраны на поляне редкостойного долинного хвойно-тополевого леса в предгорьях указанного хребта вблизи устья р. Переемная (4 VI 1984, Бойков) (рис. 3, *5*, *5а*).

Stemmacantha chamarensis (Peschkova) Czer. Эндемик хребтов Хамар-Дабан и Тункинских гольцов. Вид указывался для высокотравных субальпийских и альпийских лугов (Пешкова, 1979д) и кедровых редколесий (Жирова, 1997). Нами вид обнаружен на лесных полянах в пределах предгорий северного макросклона центральной части хр. Хамар-Дабан (долина р. Осиновка, 13 VII 1984, Бойков, Швецова) и за пределами восточного крыла известного ареала (истоки р. Удунга, урочище Дунаевские поляны, 16 VII 1992, Бойков, Швецова) (рис. 3, *3*, *3а*).

Rhodiola pinnatifida Boriss. Эндемик Сибири, очень редкий высокогорный вид с узким ареалом. Известны его отдельные находки с нивальных лужаек, каменистых россыпей, галечников берегов рек горного узла Мунку-Сардык, Китойских и Тункинских гольцов, Хамар-Дабана (Иванова, 1979а; Пешкова, 1994). Нами обнаружен в дриадовой тундре вблизи водораздела Тункинских гольцов в 3 км на север от пос. Монды (11 VI 1992, Бойков) (рис. 3, *2*, *2а*).

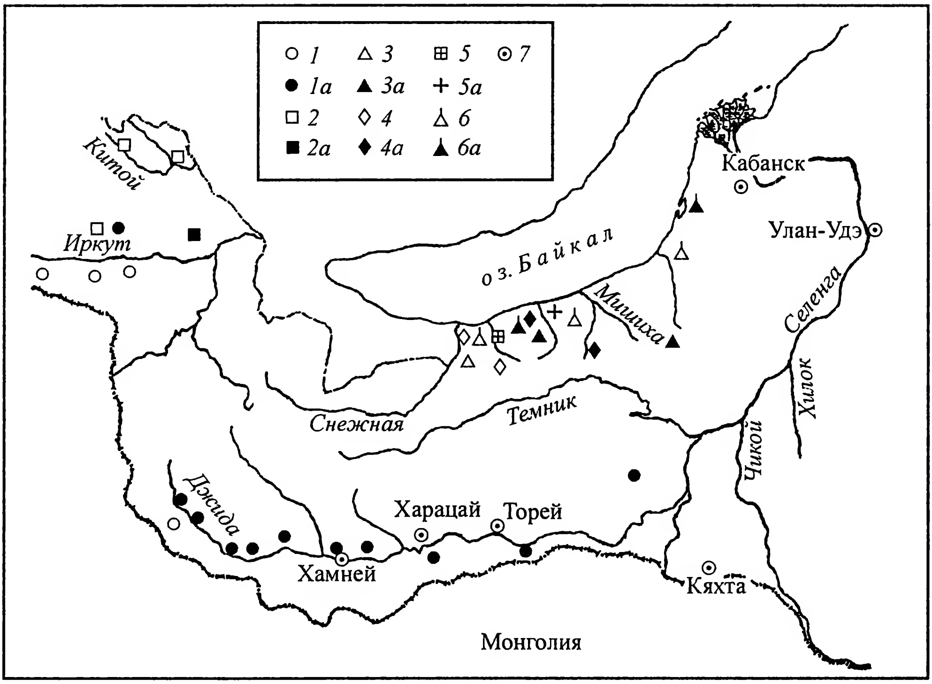


Рис. 3. Местонахождения редких растений *Paeonia anomala* L. (*1*), *Rhodola pinnatifida* Boriss. (*2*), *Stemmacantha chamarensis* (Peschkova) Czer. (*3*), *Shibateranthis sibirica* (DC.) Nakai (*4*), *Primula pallasii* Lehm. (*5*), *Chrysaspis spadicea* (L.) Greene (*6*) в Западном Забайкалье.

1—6 — известные, *1a—6a* — новые местонахождения, *7* — населенные пункты.

Rhododendron adamsii Rehd. Редкий высокогорный североазиатский вид. На территории Бурятии имеет прерывистый ареал. Он охватывает районы криоаридного континентального климата высокогорий Восточного Саяна, каменистые склоны щебнистой и лишайниковой тундры альпийского и субальпийского поясов Тункинских гольцов, Баргузинского и Северо-Муйского хребтов (Иванова, 1979б; Малышев, 1997). Нами вид обнаружен на хр. Тункинские гольцы в дриадовой тундре в 3 км на северо-запад от пос. Монды (20 VII 1991, Бойков), а также на перевале указанного хребта в лишайниковой тундре (12 VI 1992, Бойков) в 3.5 км на север от пос. Монды и в окр. оз. Ильчир Окинского р-на (11 VI 1993, Бойков) (рис. 2, *1*, *1a*).

Shibateranthis sibirica (DC.) Nakai. Эндемик юга Центральной Сибири, имеет дизъюнктивный южносибирский ареал, растет в высокогорьях Восточного Саяна по р. Тубота (15 VIII 1983, Зуев), р. Кынгарга (20 VIII 1980, Зуев) (образцы в NSK). Нами обнаружен в прирусловых лесах низовий р. Переемная (13 VII 1984, Бойков, Беркович), в долине р. Осиновка (16 VII 1983, Бойков), на альпийских приснежных лужайках истоков р. Мишиха в Хамар-Дабане (20 VII 1983, Бойков) (рис. 3, *4*, *4a*).

Stenosolenium saxatile (Pall.) Turcz. Вид с южносибирским ареалом. Был известен в южной степной части Западного Забайкалья (Иванова, 1979г). Л. И. Малышев и Г. А. Пешкова (1979) указали этот вид на территории Западного Забайкалья на горе Шулуг (окр. с. Петропавловка) в отрогах хр. Мал. Хамар-Дабан; растение было отмечено также на каменистых склонах и скальных обнажениях в бассейне р. Джида без указания пунктов сбора (Рыбинская, 1997). Нами вид обнаружен на хр. Боргойский в 2 км н юго-запад от с. Дырестуй (26 VII 1983, Бойков, Сэкулич), на западном склоне горы Хараты в отрогах Джидинского хр. (27 VII 1983, Бойков) и на южном щебнисто-каменистом склоне горы Черная на хр. Хангидай (31 VII 1991, Бойков, Данилова) (рис. 1, *2*, *2а*).

Stipa pennata L. Евросибирский вид, в Бурятии находится на восточной границе ареала. (Красная..., 2002). Единственное местонахождение здесь было указано для окр. с. Большой Куналей М. А. Рещиковым в середине XX в. (Сергиевская, 1969). Позднее было обнаружено еще 2 местонахождения вида — лесные опушки в окр. г. Улан-Удэ и горные луговые степи Прибайкалья, вблизи Улан-Туя (Пешкова, 1972, 1979а). Нами вид найден в лесостепи на южном склоне отрога хр. Морской в 1 км на запад от с. Кома (16 VII 1983, Бойков) и в лесостепной полосе на западном склоне отрога хр. Хамар-Дабан в окр. с. Сотниково (Красная..., 2002) (рис. 1, *4*, *4а*).

Chrysaspis spadiceae (L.) Greene. Редкий евразийский с дизъюнктивным ареалом вид. В Прибайкалье находится восточная граница его прерывистого ареала. Здесь он указан для Прибайкальских террас юго-западного побережья оз. Байкал (Малышев, Пешкова, 1979; Пешкова, 1979г; Киселева, 1980). В Предбайкалье известны редкие находки из немногих мест (Красная..., 2001). В Западном Забайкалье найден в 2 пунктах, вдоль побережья оз. Байкал от ж.-д. станции Утулик до станции Боярск. Нами находки сделаны на влажном лугу у шоссейной дороги в 10 км на восток от пос. Танхой (16 VII 1984, Бойков) и за пределами ранее известного ареала — в окр. ж.-д. станции Байкальский Прибой (7 VII 2004, Бойков) (рис. 3, *6*, *6а*).

Lythrum intermedium Ledeb. Известен в Сибири лишь в 2 пунктах на Алтае и в Забайкалье (Бурятия). На территории Республики Бурятия произрастает в 2 местах — у термального источника Дзелинда и в окр. оз. Иркана. Нами обнаружена третья малочисленная популяция на берегу оз. Керон (31 VII 2005, Бойков) на значительном удалении от известных местонахождений. Все пункты находятся в Северобайкальском р-не. Его существование здесь, вероятно, связано с другим безымянным термальным источником, отрезанным от оз. Керон железной дорогой БАМ. Возможно, существовавшая здесь большая популяция вида была уничтожена при строительстве магистрали (рис. 2, *4*, *4а*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Жирова О. С. Род *Rhaponticum* — Большеголовник // Флора Сибири. Новосибирск, 1997. Т. 13. С. 229—231.

Иванова М. М. Сем. *Crassulaceae* — Толстянковые // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979а. Т. 1. С. 417—420.

Иванова М. М. Сем. *Ericaceae* — Вересковые // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979б. Т. 2. С. 694—698.

Иванова М. М. Сем. *Primulaceae* — Первоцветные, или Примуловые // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979в. Т. 2. С. 700—707.

Иванова М. М. Сем. *Boraginaceae* — Бурачниковые // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979г. Т. 2. С. 726—741.

Киселева А. А. Новые и редкие растения предгорий Восточного Саяна: Сообщение 2 // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. науки. 1980. Вып. 2. С. 20—22.

Ковтонюк Н. К. Сем. *Primulaceae* — Первоцветные // Флора Сибири. Новосибирск, 1997. Т. 11. С. 30—47.

Коропачинский И. Ю. Древесные растения Сибири. Новосибирск, 1983. 384 с.

Красная книга Иркутской области: Сосудистые растения. Иркутск, 2001. 200 с.

Красная книга Республики Бурятия: Редкие и исчезающие виды растений и грибов. 2-е изд., перераб. и доп. Новосибирск, 2002. 340 с.

Малышев Л. И. Сем. *Ericaceae* — Вересковые // Флора Сибири. Новосибирск, 1997. Т. 11. С. 14—29.

Малышев Л. И., Пешкова Г. А. Нуждаются в охране. Редкие и исчезающие растения Центральной Сибири. Новосибирск, 1979. 174 с.

Определитель растений Бурятии. Улан-Удэ, 2001, 672 с.

Осипов К. И. Флора Витимского плоскогорья (Северное Забайкалье). Улан-Удэ, 2005. 217 с.

Пешкова Г. А. Степная флора Байкальской Сибири. М., 1972. 207 с.

Пешкова Г. А. Сем. *Poaceae*, или *Gramineae* — Мятликовые, или Злаки // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979а. Т. 1. С. 69—139.

Пешкова Г. А. Род *Paeonia* L. — Пион // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979. Т. 1. С. 337.

Пешкова Г. А. Сем. *Menispermaceae* — Луносемянниковые // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979в. Т. 1. С. 376.

Пешкова Г. А. Сем. *Fabaceae* — Бобовые // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979г. Т. 2. С. 585—639.

Пешкова Г. А. Сем. *Asteraceae* — Астровые // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979д. Т. 2. С. 811—918.

Пешкова Г. А. Семейство *Crassulaceae* — Толстянковые // Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 7. С. 152—168.

Рыбинская Е. В. Род Тонкотрубочник — *Stenosolenium* Turcz. // Флора Сибири. Новосибирск, 1997. Т. 11. С. 106.

Сергиевская Л. П. Флора Забайкалья. Томск, 1966—1969. Вып. 1—4.

Федченко Б. А. Род *Polystichum* Roth — Многорядник // Флора Забайкалья. Л., 1929. Вып. 1. С. 18.

Фризен Н. В. Род Пион — *Paeonia* L. // Флора Сибири. Новосибирск, 1993. Т. 6 С. 98.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

SUMMARY

New localities of 14 rare species in the Western Transbaicalia (Republic of Buryatia) are cited.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35

© О. С. Владимирова,[1] Е. Н. Муратова,[1] Т. В. Карпюк[2]

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *PICEA* И *LARIX*

O. S. VLADIMIROVA, E. N. MURATOVA, T. V. KARPYUK. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME *PICEA* AND *LARIX* SPECIES

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок
Факс (3912) 43-36-86
E-mail: Institute@forest.akadem.ru
[2] ФГОУ ВПО «Красноярский государственный аграрный университет»
660049 Красноярск, пр. Мира, 90
Факс (3912) 27-03-86
E-mail: info@kgau.ru
Поступила 21.04.2006
Окончательный вариант получен 27.07.2006

Приведены числа хромосом 7 видов рода *Picea* и 3 видов рода *Larix*.
Ключевые слова: числа хромосом, *Picea*, *Larix*.

Picea breweriana S. Wats., **$2n = 24$, $2n = 24 + 1B_1$,** США юго-запад штата Орегон, 2004 г., сборы государственного учреждения для обмена и продажи. Изучено 72 проростка, 2 из них содержали в кариотипе добавочную хромосому метацентрического типа.

P. engelmannii (Parry) Engelm., **$2n = 24$,** США, штат Монтана, 2005 г., сборы государственного учреждения для обмена и продажи. Исследовано 30 проростков.

P. koraiensis Nakai, **$2n = 24$,** Китай, провинция Хэйлунцзян, 2005 г., сборы государственного учреждения для обмена и продажи (изучено 35 проростков); Приморский край, Уссурийский заповедник, 2005 г., А. Б. Безделев (изучено 50 проростков).

P. mariana (Mill.) Britt., **$2n = 24$,** Канада, Юкон, окрестности г. Ватсон-Лейк, 2005 г., А. П. Абаимов. Исследовано 30 проростков.

P. obovata Ledeb., **$2n = 24$, $2n = 24 + 1B_1$, $2n = 24 + 2B_1$,** Красноярский край, ст. Кача, 2005 г., О. С. Владимирова. Изучено 60 проростков. В кариотипе 12 проростков обнаружена одна добавочная хромосома метацентрического типа. У 2 проростков найдены две метацентрические В-хромосомы.

P. omorica (Panč.) Purkine, **$2n = 24$,** Сербия, 2004 г., сборы государственного учреждения для обмена и продажи. Исследовано 50 проростков.

P. pungens Engelm., **$2n = 24$,** США, штат Аризона, Национальный парк Сан-Хуан (San Juan National Forest), 2005 г., Дж. Милштейн; **$2n = 24$,** миксоплоиды

(2n = 24, 48) США, штат Колорадо, Национальный Парк Кайбаб (Kaibab National Forest), 2005 г., Дж. Милштейн; **2n = 24, 2n = 24 + 1B_2,** США, штат Нью-Мексико, Национальный парк Санта-Фе (Santa Fe National Forest), 2005 г. Дж. Милштейн. Изучено по 30 проростков из каждого происхождения. Миксоплоидия отмечена в 4 проростках. Добавочная хромосома субметацентрического типа найдена в 2 проростках.

Larix amurensis Kolesn., **2n = 24,** в единичных случаях отмечены миксоплоиды **(2n = 24, 36), (2n = 24, 48),** Хабаровский край, Амгуньский лесхоз, Дукинское лесничество, кв. 247, 248, 2002 г., сборы Приграничного лесхоза. Изучено 30 проростков.

L. cajanderi Mayr, **2n = 24,** Якутия, Республика Саха, Таттинский улус, окр. с. Чычымах, 2004 г., А. П. Исаев. Изучено 30 проростков.

L. sibirica Ledeb., **2n = 24,** в единичных случаях обнаружены миксоплоиды **(2n = 24, 36), (2n = 24, 48),** Монголия, Восточный Хэнтей, 2002 г., Б. Ням-Озор. Изучено 30 проростков.

Для исследования использовали популяционные смеси семян. Образцы сборов хранятся в гербарии Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН.

Благодарности

Авторы благодарят А. П. Абаимова, А. Б. Безделева, А. П. Исаева, Dr. B. Nyam-Osor, Mr . Gene Milstein и компанию Applewood Seed Co. за любезно предоставленные семена.

Работа поддержана грантами президента Российской Федерации для государственной поддержки молодых российских ученых МК-2536.2005.4, РФФИ-ККФН «Енисей-2005» (проект № 05-04-97717), Красноярского краевого фонда науки (16 G 021, 16 G 022) и программой фундаментальных исследований РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов».

SUMMARY

Chromosome numbers of seven *Picea* species and three *Larix* species are presented. *P. breweriana*: 2n = 24, 24 + 1B_1, *P. engelmannii*: 2n = 24; *P. koraiensis*: 2n = 24; *P. mariana*: 2n = 24; *P. obovata*: 2n = 24, 24 + 1B_1, 2n = 24 + 2B_1; *P. omorica*: 2n = 24; *P. pungens*: 2n = 24, 24 + 1B_2, *L. amurensis*: 2n = 24; *L. cajanderi*: 2n = 24; *L. sibirica*: 2n = 24.

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 581.1

© А. В. Полевой

ИССЛЕДОВАНИЯ АКАДЕМИКА С. П. КОСТЫЧЕВА ПО ФОТОСИНТЕЗУ РАСТЕНИЙ В РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

A. V. POLEVOI. THE ACADEMICIAN S. P. KOSTYCHEV'S INVESTIGATIONS OF PLANT PHOTOSYNTHESIS IN DIFFERENT ECOLOGICAL CONDITIONS

Санкт-Петербургский филиал Института истории естествознания и техники им. С. И. Вавилова РАН
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 5/2
Факс 3284667
E-mail: ihst@ihst.nw.ru
Поступила 24.10.2006

Рассмотрены исследования академика С. П. Костычева и его сотрудников по фотосинтезу растений в различных экологических условиях: субарктической, арктической зонах, Средней Азии, на Черноморском побережье Кавказа, проводившиеся с 1920 по 1930 г. Подчеркнут вклад С. П. Костычева в методику исследований суточного хода и продуктивности фотосинтеза у большого разнообразия видов растений.

Ключевые слова: академик С. П. Костычев, фотосинтез и экологические условия, суточный ход и продуктивность фотосинтеза.

Академик С. П. Костычев (1877—1931) — крупнейший российский биохимик, физиолог растений и микробиолог. Он заведовал кафедрой физиологии растений Петербургского (Петроградского-Ленинградского) университета с 1916 г., был директором Лаборатории биохимии и физиологии растений АН СССР (ЛАБИФР) с 1923 г., руководителем отдела (затем директором) Государственного института опытной агрономии, который впоследствии стал Институтом сельскохозяйственной микробиологии ВАСХНИЛ в Ленинграде. В 1907—1911 гг., изучая механизм анаэробной и аэробной фаз дыхания, С. П. Костычев впервые в мировой науке развил и доказал теорию генетической связи дыхания и брожения. В 1924 г. он выдвинул гипотезу генетической связи спиртового и молочнокислого брожений и доказал ее, выделив общий продукт этих брожений — пировиноградную кислоту. С. П. Костычев принял активное участие в организации биологической станции в Петергофе вместе с крупными учеными-биологами естественно-математического факультета Петроградского университета. Осенью 1919 г. К. М. Дерюгин, Н. А. Буш, С. П. Костычев, В. А. Догель, Ю. А. Филипченко, А. Е. Ферсман и С. П. Красков обратились по этому поводу в Народный комиссариат по просвещению. Весной 1920 г. было принято решение о создании станции в усадьбе «Сергиевка» в Петергофе, торжественное открытие которой состоялось 4 июля 1920 г. Так был создан Петергофский естественнонаучный институт Петроградского университета (с 1930 г. Биологический научно-исследовательский институт университета) (Бахматова и др., 2005). В этом институте С. П. Костычев создал лабораторию физиологии растений, в которой с 1920 г. началось изучение фотосинтеза растений в природных условиях.

В это время в физиологии растений продолжались исследования и обсуждения как судьбы CO_2 в тканях, так и происхождение выделяемого растениями кислорода. Так, Сергей Павлович не разделял мнения французских физиологов о том, что «растения выделяют часть кислорода усвоенной воды» (Костычев, 1921а: 50; Kostytschew, 1921a).

Изучение особенностей фотосинтеза растений в условиях влажного климата Петергофа, который С. П. Костычев относил к субарктической зоне, было начато с определения поглощения CO_2 и выделения O_2 у 7 видов наземных растений:[1] *Betula verrucosa*, *Syringa vulgaris*, *Salix caprea*, *Achillea millefolium* (*Achillea Millefolium*), *Potentilla anserina*, *Epilobium angustifolium*, *Lamium album* и 2 видов водорослей: *Spirogyra communis*, *Zygnema stellinum*. С. П. Костычев помещал листья растений известной площади в камеры объемом 20 см^3 с повышенным до 6 % содержанием CO_2 в воздухе на 5—40 мин. Измерялся их газообмен на свету (прямом солнечном и рассеянном) и в темноте. При коротких экспозициях (5—6 мин) отношение поглощенного CO_2 к выделенному O_2(CO_2/O_2) у наземных растений достигало двух единиц (4—6 у водорослей), но при более длительных экспозициях (10—40 мин) это отношение всегда приближалось к единице. Была тщательно проанализирована доля газов межклетников и дыхания в отношении CO_2/O_2 и сделан вывод об их незначительном вкладе в газообмен листьев на свету. Полученные данные позволили С. П. Костычеву признать «наличность химического связывания углекислоты в листе» (Костычев, 1921а: 56) и необходимость измерять активность фотосинтеза только по количеству поглощенного CO_2.

Далее С. П. Костычев (Костычев, 1921б; Kostytschew, 1921b) у листьев *Betula pubescens*, *Lamium album* показал, что механическое повреждение листьев прокалыванием тонкой стеклянной иглой незначительно (до 8 %) снижает поглощение CO_2, что открывало возможность использовать в опытах нарезанные тем или иным способом участки листьев. В этой работе С. П. Костычев впервые измерял фотосинтез только по количеству поглощенного CO_2 и определил введенное им понятие «энергия фотосинтеза» как количество поглощенного CO_2 в ч на 1 дм^2 поверхности листа.

Рассмотренные выше методические разработки позволили С. П. Костычеву перейти к изучению суммарного фотосинтеза у растений за длинный световой день и светлую летнюю ночь в условиях Петергофа (Костычев, 1921в; Kostytschew, 1921c). Интактные растения *Betula verrucosa*, *Alnus incana*, *Lamium album*, *Dactylis glomerata*, *Anthriscus sylvestris*, *Deschampsia cespitosa* находились при естественном освещении в течение светового дня продолжительностью 13 ч от восхода до заката солнца или еще 30 мин после его заката. Время восхода и захода солнца проверяли по астрономическому ежегоднику за 1920 г. Листья помещали в камеру с повышенным содержанием CO_2 (6 % в воздухе). Оказалось, что после захода солнца все исследованные растения прекращали поглощать CO_2. Это не могло быть связано с быстрым снижением освещенности, так как еще 30 мин после захода солнца было светло. Но в это время снижалась температура воздуха и, возможно, именно этот фактор приводит к закрыванию устьиц и остановке фотосинтеза. Необходимость открытости устьиц для продолжения фотосинтеза после захода солнца доказывалась в опытах с хвоей *Pinus strobus* и *Abies sibirica*, у которых после захода солнца в белые ночи еще около 1 ч продолжалось поглощение CO_2 без выделения O_2. С. П. Костычев предположил, что исследования в субарктической зоне могут быть интересны для изучения периодических явлений у растений.

---

[1] Названия растений даны по С. К. Черепанову (1995). В скобках приведены названия тех же растений в работах С. П. Костычева и сотрудников.

В Петергофе в 1922—1923 гг. С. П. Костычевым впервые было проведено также количественное исследование интенсивности фотосинтеза у листьев насекомоядных растений *Drosera rotundifolia* и *Pinguicula vulgaris* по сравнению с листьями *Tussilago farfara* и *Aegopodium podagraria* за 30 мин в атмосфере, обогащенной CO_2 (6.3—6.6 %) при 17—19 °С (Костычев, 1924; Kostytschew, 1923).

Интенсивность ассимиляции CO_2 листьями всех исследованных растений составляла 3.8—4.0 см^3 CO_2/ч/дм^2 поверхности листьев. Но при подкормке насекомоядных растений животной пищей (мухами) наблюдалось значительное усиление фотосинтеза по сравнению с растениями, выращенными на бедных по азоту почвах. Так, у *Pinguicula vulgaris* фотосинтез был в 2 раза активнее (38.4 см^3 CO_2/ч/дм^2), чем у *Aegopodium podagraria* (18.1 см^3/ч/дм^2). Отсюда С. П. Костычев делает вывод о правоте Ч. Дарвина, Ф. Дарвина и других исследователей, полагавших, что из животной пищи для насекомоядных растений более всего необходим азот, тогда как углерод они получают из атмосферы. При этом дополнительное азотное питание у насекомоядных растений усиливает энергию фотосинтеза, что способствует увеличению сухой массы, как и в опытах с бобовыми растениями (Kostytschew, 1922).

В дальнейших работах С. П. Костычева было начато изучение особенностей фотосинтеза растений в естественных условиях в течение суток, т. е. суточный ход фотосинтеза. Для этих исследований вновь потребовались методические разработки, так как необходимо было учитывать роль оттока ассимилятов из листа при определении фотосинтеза в различное время суток. Первым исследователем, предложившим экспериментальные подходы к изучению интенсивности суточного хода фотосинтеза, был J. Sachs (1884). Он применил для измерения активности фотосинтеза определение прироста сухого вещества за конкретное время при учете оттока веществ из листа в ходе фотосинтеза. Метод был назван «методом половинок», так как в начале опыта у листьев отрезались половинки листовых пластинок без повреждения срединной жилки. Затем у изолированных половинок вырезали участки определенной площади, обрабатывали их горячим паром, после чего высушивали и взвешивали (контроль). Парные половинки листьев, оставшиеся на растении, экспонировали на свету определенное время, после чего их обрабатывали, как и контрольные (опыт). Разность в сухой массе участков листьев была названа «приростом сухого вещества». Поскольку из оставшихся на растениях половинок листьев мог происходить отток ассимилятов, Ю. Сакс вводил на него поправку. Для этого ставился параллельный опыт ночью в отсутствие фотосинтеза. При расчетах допускалось, что изменение сухой массы тканей листа ночью полностью зависит от оттока ассимилятов. Энергия фотосинтеза выражалась в изменении сухой массы (граммы) в единицу времени на единицу площади. Ю. Сакс указывал на возможность ошибок при таком способе регистрации оттока, так как не было известно, соответствует ли дневной отток ночному. Метод Ю. Сакса широко использовался физиологами при изучении фотосинтеза. Поэтому важно было определить действительный вклад оттока веществ при определении эффективности ассимиляции CO_2 в течение дня. Роль оттока ассимилятов была проверена в специальных исследованиях С. П. Костычева и его сотрудников у различных растений.

В опытах с *Petasites officinalis*, *Tussilago farfara*, *Nicotiana tabacum*, *Solanum tuberosum*, *Pisum sativum* (Чесноков, Базырина, 1930), *Lappa tomentosa*, *Phragmites communis*, *Betula pubescens* (Костычев, Кудрявцева и др., 1926; Kostytschew u. a.,

1926) было показано, что у *Petasites officinalis* ночью оттока ассимилятов из листьев нет, а днем он усиливается после полудня, тогда как у *Tussilago farfara* регистрируется заметный отток в первую половину ночи. Очевидно, что метод Ю. Сакса ночного учета оттока мог вносить значительные погрешности в определение активности фотосинтеза. Поэтому проверили метод затемнения листьев днем в различное время в течение 1—4 ч. У *Nicotiana tabacum* отток снижался через 2 ч после затемнения половины листа и затем прекращался, как и ночью. Был сделан вывод, что уровень оттока ассимилятов по методу Сакса как ночью, так и у затененных днем листьев характеризует наличие избытка ассимилятов в листе, а не сам отток.

В дальнейшем В. А. Чесноковым и Е. Н. Базыриной был разработан другой способ изучения оттока ассимилятов, состоящий из определения прироста сухого вещества, по Саксу, и параллельного учета фотосинтеза по поглощению CO_2 и содержанию углеводов в листе в токе атмосферного воздуха (Kostytschew, Bazyrina, Tschesnokow, 1928). Опыты проводили через определенные интервалы (4 ч) в течение суток у листьев *Solanum tuberosum* и *Pisum sativum*. Показано, что у *Solanum tuberosum* отток осуществляется, как правило, ночью и отсутствует при активном фотосинтезе днем. А у *Pisum sativum*, у которого накопление сухого вещества происходит только до полудня, максимуму фотосинтеза соответствует максимум оттока ассимилятов. Слабый отток наблюдался у *Pisum sativum* и ночью. Было высказано предположение о возможной роли качества накапливаемых и оттекающих углеводов: у *Solanum tuberosum* в листьях преобладали нерастворимые формы углеводов, у *Pisum sativum* — растворимые дисахариды.

В результате С. П. Костычевым и сотрудниками был предложен метод измерения интенсивности ассимиляции CO_2 листьями растений в естественных условиях (Kostytschew, Bazyrina, Tschesnokow, 1928; Костычев, Кардо-Сысоева, 1930; Kostytschew, Kardo-Sysoewa, 1930). В этом методе была использована способность раствора $Ba(OH)_2$ поглощать CO_2 из воздуха, пропускаемого через камеру с листом. Оказалось, что скорость пропускания воздуха не может быть ниже 25 л/ч, а полнота поглощения зависит от размера пропускаемых через барит пузырьков. Важно, что в этих опытах лист не отделялся от растения. Время экспозиции было 15 и 30 мин, а точность определения CO_2 составляла 0.02 мг при общей погрешности в полевых условиях 5—7 %. Обязательно отмечалось также состояние устьиц. Метод позволял определить энергию фотосинтеза, его интенсивность в мг поглощенного CO_2 на единицу площади листа (дм^2) в единицу времени (ч) или за сутки.

Был исследован суточный ход фотосинтеза у различных растений в условиях влажного климата Петергофа. Оказалось, что у *Lappa tomentosa* и *Phragmites communis* (Костычев, Кудрявцева и др., 1926; Kostytschew u. a., 1926) при ярком солнце наблюдался один максимум фотосинтеза до полудня с последующим снижением процесса к вечеру, что связывали с недостаточным оттоком ассимилятов из листа днем. У листьев *Betula pubescens* суточный ход не имел значительного снижения вследствие быстрого оттока ассимилятов в ствол.

Сравнение интенсивности фотосинтеза на солнечном свету у листьев разных видов за 30-минутные интервалы при скорости пропускания воздуха через камеру 1.5 л/ч/см^2 поверхности листьев и температуре воздуха 14—23 °С показало, что энергия фотосинтеза у *Alchemilla speciosa*, *Plantago major*, *Phleum pretense*, *Trifolium pratense* и *Betula pubescens* составляла от 1.5 до 4.8 мг CO_2/г/м^2 поверхности листа, что было близко к результатам Ю. Сакса (1884), полученным «методом половинок» для *Helianthus annuus* и *Cucubita pepo* (Костычев, Базырина, Васильев, 1927; Костычев, Базырина, Чесноков, 1928; Kostytschew, Bazyrina, Wasilijew, 1928).

У ряда водных растений и водорослей парка «Сергиевка» в Петергофе (*Ranunculus aquatilis*, *Ceratophyllum demersum*, *Mougeotia genuflexa*, *Utricularia vulgaris*, *Cladophora glomerata*, *Spirogyra crassa*, *Rhizoclonium speciosa*) суточный ход фотосинтеза (по выделению O_2 за 30 мин в камере объемом 2800 см^3) имел вид одновершинной кривой с максимумом около полудня и последующим постепенным снижением. Фотосинтез у водных растений продолжался также и белой ночью, но с меньшей активностью (Костычев, Солдатенков, 1926; Kostytschew, Soldatenkov, 1926).

С. П. Костычевым и его сотрудниками были предприняты экспедиции в Среднюю Азию, на Черноморское побережье (Сухуми) и Мурманское побережье Ледовитого океана для изучения суточного хода фотосинтеза у растений в различных природных климатических условиях.

Исследования в Средней Азии проводили в 1928—1929 гг. в глинистой и песчаной (Каракумы) пустынях и на орошаемых глинисто-лёссовых землях в районе Ташкента (Костычев, Кардо-Сысоева, 1930; Kostytschew, Kardo-Sysoewa, 1930). Изучали фотосинтез в условиях высокой температуры у трех групп растений: 1) у культурных растений (*Triticum* sp., *Medicago sativa*, *Gossypium* sp., *Cucumis melo*, *Vitis* sp.) на орошаемых почвах; 2) у ксерофитов в неорошаемой глинистой пустыне (*Alhagi camelorum*, *Haloxylon ammodendron*, *Onosma dichroantha*, *Zygophyllum macropterum*) и 3) у растений подвижных песков песчаной пустыни (*Heliotropium arguzioides*, *Alhagi camelorum*, *Aristida pennata*). Определяли интенсивность поглощения CO_2 (мгCO_2), энергию фотосинтеза (мг поглощенного CO_2/ч/дм^2) и суточную продуктивность фотосинтеза. Для всех исследованных растений отмечена очень высокая продуктивность фотосинетза, достигавшая за сутки 30 мг CO_2 на дм^2, т. е. свыше 2 г углеводов/м^2.

У культурных растений на поливных почвах продуктивность фотосинтеза нередко составляла свыше 250 мг CO_2 за 12 ч (у злаков). У пшеницы и хлопка отмечен интенсивный фотосинтез от 7 до 14 ч дня, снижавшийся после 15 ч, а общая сложная кривая фотосинтеза близка к одновершинной. У люцерны и клевера чаще наблюдалась двухвершинная кривая с максимумами в предполуденные часы и после 16 ч с выделением CO_2 в середине дня. В общем, при поливе интенсивный фотосинтез наблюдался у большинства растений как в утренние, так и в послеполуденные часы, и при хорошем поливе эти культуры не страдали от чрезмерной инсоляции.

Ксерофиты глинистой пустыни обнаруживали очень высокие суточные выходы фотосинтеза (до 300 мг CO_2) при расчете на единицу площади листа. Но в пересчете на одно растение это составляло не слишком большую величину из-за слабого развития листьев. Кроме того, у ксерофитов отмечено значительное выделение CO_2 (23—26 мг/дм^2) в послеполуденные часы. Суточная кривая фотосинтеза существенно отличалась у разных видов. Так, у *Onosma dichroantha* она близка к одновершинной с максимумом в полуденные часы, а у *Alhagi camelorum*, добывающей воду и минеральные соли с большой глубины, суточная кривая ассимиляции CO_2 имеет два максимума: до полудня и в 15—17 ч с усиленным выделением CO_2 в полуденные часы.

У растений каракумских песков отмечена меняющаяся в течение дня интенсивность поглощения CO_2: у *Heliotropium arguzioides* — двухвершинная, у *Aristida pennata* — высокая в течение дня и резко снижающаяся после 16 ч, а у *Haloxylon ammodendron* кривая сходна с кривыми для ксерофитов глинистой пустыни с очень активным фотосинтезом в предполуденные часы и невысокой его активностью после полудня.

Таким образом, при изучении суточного хода фотосинтеза у растений Средней Азии была обнаружена очень высокая интенсивность фотосинтеза днем, при этом культурные растения в условиях полива фотосинтезировали более равномерно в течение дня по сравнению с растениями в богарных условиях. Отмечен сложный ход ассимиляции CO_2 у ксерофитов пустынь и меньший синтез органических веществ у них в расчете на одно растение.

Исследовался также суточный ход фотосинтеза растений во влажном климате Черноморского побережья Кавказа (Сухуми) (Костычев, Берг, 1930; Kostytschew, Berg, 1930). Изучали 3 группы растений: 1) произрастающие как в Сухуми, так и в средней полосе России (*Amoria repens* (*Trifolium repens*)) и *Campanula bononiensis*; 2) эндемичные вечнозеленые растения Кавказского побережья (тенелюбы) (*Epimedium colchicum*, *Tamus communis*) и 2 вида бамбука (*Bambusa auricoma*, *Bambusa phyllostachys*).

Виды первой и второй групп могут страдать от высокой инсоляции. Фотосинтез у этих растений наиболее активен до полудня, а затем наблюдалось выделение CO_2 из листьев. Общие суточные выходы фотосинетза невелики из-за короткого периода активной ассимиляции. Во влажном климате растения после полудня сильнее, чем в Средней Азии, страдали от инсоляции, так как у затененных листьев обычно регистрировали более высокую интенсивность фотосинтеза. Было высказано предположение о важной роли условий предыдущих дней для фотосинтеза у растений в день регистрации. Кривая суточного хода фотосинтеза чаще одновершинная с максимумом в предполуденные часы. У бамбуков суточные колебания температуры не влияли на интенсивность фотосинтеза. Общая суточная продукция ассимиляции ниже, чем у растений Средней Азии, возможно, из-за более короткой продолжительности фотосинтеза и из-за большего количества выделяемой на свету CO_2 в расчете на единицу поверхности листа.

Целью работ по изучению особенностей фотосинтеза растений полярной зоны было выяснение влияния удлинения светлого периода суток на образование растениями органического вещества (Костычев, Базырина, Чесноков, 1930; Kostytschew, Bazyrina, Tschesnokow, 1930). Предполагалось, что если в условиях Средней Азии фотосинтез часто происходит лишь в утренние часы, то в полярных областях (Мурманское побережье) фотосинтез может осуществляться в течение целых суток. Объектами исследования служили пять растений: *Allium cepa*, *Caltha palustris*, *Rubus chamaemorus*, *Rumex acetosella* и *Phleum pratense*. Особенностью суточного хода фотосинтеза у всех растений в условиях полярного дня является ассимиляция CO_2 в течение всего светового периода со снижением на 2—4 ч от 20—2 ч ночи. Продуктивность фотосинтеза у арктических растений составляла от 95 до 138 мг CO_2/сут, т. е. намного выше, чем в условиях субполярной зоны (Петергоф). Важно подчеркнуть, что такая высокая продуктивность достигалась при низких температурах воздуха (6—10 °C) при полностью открытых устьицах. По-видимому, именно такая продуктивность ассимиляции обеспечивает высокую скорость роста и развития растений полярных стран и сокращения периода их вегетации.

Таким образом, с 1920 по 1930 г. академиком С. П. Костычевым и сотрудниками руководимых им лабораторий — физиологии растений Петергофского естественнонаучного института университета и физиологии и биохимии растений АН СССР (ЛАБИФР) — были проведены впервые в нашей стране и во многом в мировой науке исследования по фотосинтезу растений в природных условиях. Важной их особенностью явилась разработка методов исследований, проводившихся на неотделенных листьях интактных растений в полевых условиях при строгом учете состояния природных экологических факторов в каждом опыте (уровня освещенности, температуры воздуха, влажности и др.), и использование большого разнообразия видов растений, что явилось основой для дальнейшего успешного развития экологической физиологии растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бахматова К. А., Васильева В. А., Вершинина О. М. и др. Парк «Сергиевка» — комплексный памятник природы. СПб., 2005. 144 с.

Костычев С. П. Исследования над фотосинтезом. I. Отношение CO_2/O_2 при усвоении углекислоты зелеными растениями // Журн. Рус. бот. о-ва. 1920—1921а. Т. 5. С. 50—61.

Костычев С. П. Исследования над фотосинтезом. II. Повышается ли энергия усвоения углекислоты на свету под влиянием поранения? // Журн. Рус. бот. о-ва. 1920—1921б. Т. 5. С. 62—66.

Костычев С. П. Исследования над фотосинтезом. III. Происходит ли усвоение углекислоты зелеными растениями во время светлых летних ночей в наших широтах // Журн. Рус. бот. о-ва. 1920—1921в. Т. 5. С. 67—71.

Костычев С. П. О фотосинтезе насекомоядных растений // Журн. Рус. бот. о-ва. 1922—1924. Т. 7. С. 147—151.

Костычев С. П., Берг В. А. Исследования над суточным ходом фотосинтеза на Черноморском побережьи // Изв. АН СССР. Сер. 7. 1930. № 7—8. С. 611—631.

Костычев С. П., Кардо-Сысоева Е. К. Исследования над суточным ходом фотосинтеза растений Средней Азии // Изв. АН СССР. Сер. 7. 1930. № 6. С. 467—481.

Костычев С. П., Солдатенков С. В. Суточный ход и специфическая энергия фотосинтеза у водных растений // Дневн. Всесоюз. съезда ботаников. М., 1926. С. 98—99.

Костычев С. П., Базырина Е. Н., Васильева Г. Энергия фотосинтеза в природных условиях // Журн. эксп. биол. мед. 1927. Т. 5. № 15. С. 150—159.

Костычев С. П., Базырина Е. Н., Чесноков В. А. Исследования над фотосинтезом в природных условиях // Дневн. Всесоюз. съезда ботаников. Л., 1928. С. 35—36.

Костычев С. П., Базырина Е. Н., Чесноков В. А. Суточный ход фотосинтеза при незаходящем солнце в полярной зоне // Изв. АН СССР. Сер. 7. 1930. № 7—8. С. 599—610.

Костычев С. П., Кудрявцева М., Моисеева В., Смирнова М. Суточный ход фотосинтеза и оттока ассимилятов у наземных растений // Дневн. Всесоюз. съезда ботаников. М., 1926. С. 97—98.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Чесноков В. А., Базырина Е. Н. Отток ассимилятов из листа // Изв. АН СССР. Сер. 7. 1930. № 6. С. 499—511.

Kostytschew S. P. Studien über Photosynthese. I. Das Verhältnis CO_2/O_2 bei der Kohlensäureassimilation // Ber. deutsch. bot. Gesellsch. 1921a. Bd 39. S. 319—328.

Kostytschew S. P. Studien über Photosynthese. II. Wirkt Wundreiz stimulierend auf die Kohlensäureassimilation im Lichte? // Ber. deutsch. bot. Gesellsch. 1921b. Bd 39. S. 328—333.

Kostytschew S. P. Studien über Photosynthese. III. Findet eine Kohlensäureassimilation während der Sommernächte in der subarktishen Region statt? // Ber. deutsch. bot. Gesellsch. 1921c. Bd 39. S. 334—338.

Kostytschew S. P. Studien über Photosynthese. IV. Die CO_2 Assimilation der Leguminosen // Ber. deutsch. bot. Gesellsch. 1922. Bd 40. S. 112—120.

Kostytschew S. P. Die Photosynthese der Insektivoren // Ber. deutsch. bot. Gesellsch. 1923. Bd 41. S. 277—280.

Kostytschew S. P., Berg W. A. Untersuchungen über den Tagwsverlauf der Photosynthese in Transkaukasie (Küsten-region des Schwarzen Meers) // Planta. 1930. Bd 11. S. 144—159.

Kostytschew S. P., Kardo-Sysoewa K. K. Untersuchungen über den Tagesverlauf der Photosynthese in Zentralasien // Planta. 1930. Bd 11. S. 117—143.

Kostytschew S. P., Soldatenkow S. W. Der Tägliche Verlauf und die specifische Intensität der Photosynthese bei Wasserpflanzen // Planta. 1926. Bd 2. S. 1—9.

Kostytschew S. P., Bazyrina K. N., Tschesnokow W. A. Untersuchungen über Photosynthese der Laubblätter unter natürlichen Verhältnissen // Planta. 1928. Bd 5. S. 696—724.

Kostytschew S. P., Bazyrina K. N., Tschesnokow W. A. Untersuchungen über den Tagesverlauf der Photosynthese an der Küste des Eismeers // Planta. 1930. Bd 11. S. 160—168.

Kostytschew S. P., Bazyrina K. N., Wasilijew G. Ueber die Kohlenstoffausbeute bei der Photosynthese unter natürlichen Verhältnissen // Biochem. Ztschr. 1928. Bd 182. N 1—4. S. 79—87.

Kostytschew S. P., Kudriavzewa M., Moissejewa W., Smirnowa M. Der Tägliche Verlauf der Photosynthese bei Landpflanzen // Planta. 1926. Bd 1. S. 679—699.

Sachs J. Ein Beitrag zur Kenntniss der Ernährungstätigkeit der Blätter // Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg. Leipzig. 1884. Bd 3. H. 4.

SUMMARY

The investigations of plant photosynthesis in different ecological conditions (subarctic and arctic regions, Central Asia, Caucasian coast of the Black Sea) carried out by the academician S. P. Kostychev and his staff from 1920 to 1930 are discussed. The great contribution of S. P. Kostychev is emphasized in the methods of the studies of daily dynamics and production of photosynthesis in a wide variety of plant species.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2007. Т. 92. № 5)

Стр.

PLANTAE VASCULARES

Boraginaceae **trib. Asperugeae** Zak. ex Ovczinnikova **trib. nov.**	755
Boraginaceae **trib. Heterocaryeae** Zak. ex Ovczinnikova **trib. nov.**	755
Boraginaceae trib. *Eritrichieae* Benth. et Hook. f. **subtrib. Allocaryinae** Grigorjev ex Ovczinnikova **subtrib. nov.**	753
Boraginaceae trib. *Eritrichieae* Benth. et Hook. f. **subtrib. Anoplocaryinae** Ovczinnikova **subtrib. nov.**	754

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2007. VOL. 92. N 5)

Page

Kurchenko E. I. On the 300th anniversary of Carl Linnaeus 601

Kravtsova T. I., Oskolski A. A. Cladistic analysis of the *Urticaceae*, *Cecropiaceae* and *Moraceae* (*Urticales*) based on carpological characters 613

COMMUNICATIONS

Timonin A. C., Ozerova L. V., Remizova M. V. Development of pseudo-bifacial leaves of *Senecio serpens* as compared to *S. hallianus* and *S. spiculosus* (*Asteraceae*) . . . 641

Panov V. V. Mire forms of *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) 647

Goncharova N. N. On the flora of mires of the middle course of the Luza River (Komi Republic) 659

Grabovik S. I. Post-meliorative dynamics of productivity in mesotrophic herb-sphagnum mires in Southern Karelia 670

Lebedeva V. Ch., Tikhodeyeva M. Y., Ipatov V. S. Comparative estimation of different tree species influences on the soil cover in bilberry birch forests 681

Egorova V. N. Dynamics of species composition and taxonomic structure of the River Oka (Dedinovo Extension) flood-plain flora in the course of natural and anthropogenous successions 702

Solovjeva V. V., Matveev V. I., Saksonov S. V. Dynamics of flora of artificial reservoirs of the Samara city 723

Melnik V. I., Gritsenko V. V. The meadow steppes of the Kiev Plateau 730

Sazonova T. A., Kolosova S. V., Isaeva L. G. Water regime of *Pinus sylvestris* and *Picea obovata* (*Pinaceae*) under industrial pollution 740

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Ovczinnikova S. V. The system of the tribe *Eritrichieae* (*Boraginaceae*) 751

FLORISTIC RECORDS

Muchnik E. E., Konoreva L. A., Himelbrant D. E. New lichen species of the Central Chernozem Region 760

Ebel A. L. New records of adventive plants in the Tomsk Region 764

Boikov T. G., Sutkin A. V. Records of rare plants in the Western Transbaicalia (Republic of Buryatia) 775

CHROMOSOME NUMBERS

Vladimirova O. S., Muratova E. N., Karpyuk T. V. Chromosome numbers of some *Picea* and *Larix* species 781

HISTORY OF SCIENCE

Polevoi A. V. The academician S. P. Kostychev's investigations of plant photosynthesis in different ecological conditions 783

Index of new plant names 790

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 2007. Т. 92. № 5)

Стр.

Курченко Е. И. К 300-летию со дня рождения Карла Линнея 601

Кравцова Т. И., Оскольский А. А. Кладистический анализ семейств *Urticaceae*, *Cecropiaceae* и *Moraceae* на основе карпологических признаков 613

СООБЩЕНИЯ

Тимонин А. К., Озерова Л. В., Ремизова М. В. Особенности морфогенеза ложно-бифациальных листьев *Senecio serpens* в сравнении с *S. hallianus* и *S. spiculosus* (*Asteraceae*) 641

Панов В. В. Болотные формы *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) 647

Гончарова Н. Н. О флоре болот среднего течения реки Луза (Республика Коми) 659

Грабовик С. И. Постмелиоративная динамика биологической продуктивности мезотрофных травяно-сфагновых болот Южной Карелии 670

Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю., Ипатов В. С. Сравнительная оценка влияния деревьев на напочвенный покров в березняках черничных 681

Егорова В. Н. Динамика видового состава и таксономической структуры флоры поймы реки Оки (Дединовское расширение) в ходе естественных и антропогенных сукцессий 702

Соловьева В. В., Матвеев В. И., Саксонов С. В. Динамика флоры искусственных водоемов города Самары 723

Мельник В. И., Гриценко В. В. Луговые степи Киевского плато 730

Сазонова Т. А., Колосова С. В., Исаева Л. Г. Водный режим *Pinus sylvestris* и *Picea obovata* (Pinaceae) в условиях промышленного загрязнения 740

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Овчинникова С. В. Система трибы *Eritrichieae* (*Boraginaceae*) 751

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Мучник Е. Э., Конорева Л. А., Гимельбрант Д. Е. Дополнения к флоре лишайников Центрального Черноземья 760

Эбель А. Л. Новые находки адвентивных растений в Томской области 764

Бойков Т. Г., Суткин А. В. Находки редких растений в Западном Забайкалье (Республика Бурятия) 775

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

Владимирова О. С., Муратова Е. Н., Карпюк Т. В. Числа хромосом некоторых видов *Piceae* и *Larix* 781

ИСТОРИЯ НАУКИ

Полевой А. В. Исследования академика С. П. Костычева по фотосинтезу растений в различных экологических условиях 783

Указатель новых названий растений 790

К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

Со второй половины 2007 года рассылка корректур авторам «Ботанического журнала» будет осуществляться электронной почтой по указанным в статьях электронным адресам авторов.

После просмотра корректуры автору следует незамедлительно по электронной почте направить в редакцию полный перечень опечаток и пропусков с указанием страниц и строк, на которых они обнаружены.

Отправка в качестве исправленной корректуры полного текста статьи с внесенными в него исправлениями недопустима.

Электронный адрес для отправки исправленных корректур в издательство periodika@nauka.nw.ru

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2007. Т. 92. № 5. 601—792.